АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ

ТОМ 61

1

ЯНВАРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1976

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ . ТОМ 61 (1976) №1

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ТОМ 61

ВЫПУСКИ 1—12

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД 1976

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 61 (1976) № 1

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*.

© Издательство «Наука»
Ботанический журнал, 1976 г.

УДК 537.533.35 : 581.174.1 : 582.931 : 582

Ю. В. Гамалей, Г. В. Куликов

СТРУКТУРА ХЛОРОПЛАСТОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *OLEACEAE*

YU. V. GAMALEY, G. V. KULIKOV. THE STRUCTURE OF CHLOROPLASTS IN REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *OLEACEAE*

С помощью метода цитологической морфометрии изучены особенности структуры хлоропластов палисадных клеток мезофилла у 8 представителей *Oleaceae*. Исследование показало, что хлоропласты близкородственных видов, относящихся к этому семейству, имеют отчетливо выраженную структурную специфику. Стабильными признаками вида (рода) являются величина хлоропластов, величина и численность гран тилакоидной системы, организация комплекса пластоглобул, интенсивность крахмалонакопления. Характер структуры тилакоидной системы хлоропластов отражает степень светолюбия вида (рода) и может быть диагностическим признаком. Не обнаружено явных специфических черт, свойственных раздельно хлоропластам листопадных и вечнозеленых видов растений. Результаты исследования свидетельствуют о возможности использования ультраструктурного уровня организации растений в области их систематики и таксономии.

Видовая специфика ультраструктуры растительных клеток слабо освещена в литературе, несмотря на то что она представляет несомненный интерес. В ходе электронномикроскопических наблюдений накоплена масса сведений, показывающих, что у разных видов растений ультраструктура однотипных клеток может быть различной. Помимо ряда общих для каждого типа клеток структурных черт, всегда имеются особенности, присущие определенным видам и группам растений. Иногда эти различия носят принципиальный характер, иногда, наоборот, ими можно практически пренебречь.

В выборе объектов наблюдений исследователи ультраструктуры руководствуются не только таксономическими, но и иными соображениями, поэтому набор обследованных видов, родов или семейств часто носит случайный характер, что не позволяет определенно судить о стабильности тех или иных признаков у конкретных таксонов. Кроме того, анализ подобных данных на материале ряда работ недостаточно строг по методическим причинам: используемые разными авторами методики приготовления препаратов имеют более или менее существенные особенности, и в силу этого наблюдения нередко несопоставимы. Возможно, именно поэтому обобщение такого рода данных с позиций систематики обычно не делается, хотя по некоторым типам клеток, в том числе по клеткам ассимиляционной паренхимы, собран достаточно обширный материал.

Имеющийся в настоящее время опыт использования ультраструктурных данных в области систематики и филогении растений относится главным образом к организации хлоропластов. В частности, определенно установлена специфика ультраструктуры хлоропластов для таких крупных таксономических единиц, как отделы (Weier, 1963; Lindauerová, Strych, 1969; Echlin, 1970; Gibbs, 1970; Klein, 1970; Tôyama, 1974). По-видимому, она свойственна и более мелким группам, например, семействам, хотя (судя по предварительным данным) здесь встречаются различия или сходства, пока не совсем понятные с точки зрения родственных связей. Тем более проведение подобных исследований в дальнейшем представляется целесообразным. В данной работе рассматривается еще более частный вопрос о видовой и родовой ультраструктурной специфике в пределах семейства, причем мы тоже ограничились пока сравнением ультраструктуры хлоропластов.

Материал и методика

В качестве объекта для наблюдений был избран ряд представителей семейства *Oleaceae*. Перечень обследованных растений включает 8 видов, относящихся к 6 родам: *Fraxinus ornus* L., *F. oxycarpa* Willd., *Olea europaea* L., *Osmanthus fortunei* Carr., *Syringa vulgaris* L., *Ligustrum vulgare* L., *L. japonicum* Thunb., *Phillyrea media* L. Роды *Olea*, *Osmanthus*, *Syringa*, *Ligustrum* и *Phillyrea* принадлежат к трибе *Olceae*, род *Fraxinus* — к трибе *Fraxineae*. 4 вида являются листопадными растениями (2 вида *Fraxinus*, *Syringa vulgaris*, *Ligustrum vulgare*), и четыре — вечнозелеными (*Ligustrum japonicum*, *Phillyrea media*, *Olea europaea*, *Osmanthus fortunei*). Виды были отобраны с таким расчетом, чтобы иметь для сравнения пары, систематически близкие и далекие в пределах семейства, а также похожие и существенно отличающиеся по фенологическим особенностям, анатомическим признакам и физиологическим показателям. Необходимая для этого информация была предоставлена сотрудниками Никитского ботанического сада, проводившими в течение ряда лет комплексное анатомо-физиологическое обследование видов *Oleaceae*.

Материал для исследования мы брали из дендрария Никитского сада. Зрелые, закончившие рост листья, взятые с экземпляров не менее чем 15-летнего возраста, фиксировались в одинаковых условиях в одно время суток (10 часов утра) по комбинированной глутар-осмиевой методике: 3-часовая фиксация 3%-м глутаровым альдегидом (pH 7.4, фосфатный буфер) сменялась 15-часовой фиксацией в 2%-й осмиевой кислоте. Дегидратация материала осуществлялась в серии спиртов и ацетонов; в качестве заливочной среды использовался эпон, срезы окрашивались цитратом свинца. Наблюдения и съемка проводились на электронном микроскопе JEM-7A в лаборатории анатомии и морфологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Для сравнительного анализа структуры использовались хлоропласты однотипных клеток наружного слоя палисады (у ряда видов палисада состоит из нескольких слоев клеток). Полученные в ходе наблюдений электронномикроскопические снимки хлоропластов были подвергнуты морфометрической обработке согласно методике, составленной для цитологических объектов (Weibel, 1969). Измерялись следующие показатели: 1) величина хлоропластов (площадь поперечного сечения); 2) структурный состав хлоропластов (объем тилакоидов, стромы, крахмальных зерен и пластоглобул в процентах от общего объема хлоропласта); 3) величина и численность гран (число гран на срезе хлоропласта, диаметр гран, число тилакоидов в гранах); 4) величина и численность пластоглобул (число пластоглобул на срезе хлоропласта и их диаметр).

Перечисленные показатели могут быть определены с достаточно высокой степенью точности и дают разностороннее представление о тонких особенностях структуры хлоропластов. Площадь поперечного сечения хлоропластов определялась с помощью прямоугольной морфометрической сетки с постоянным шагом измерения; величины, характеризующие структурный состав хлоропласта, — с помощью точечного метода количественного анализа (Глаголев, 1933). Остальные показатели определялись путем непосредственного подсчета числа элементов или измерения их линейной величины согласно масштабу снимков. Одни измерения производились только на продольных срезах хлоропластов (число гран на срезе, диаметр гран), другие — только на поперечных (число тилакоидов в гранах). По результатам отдельных замеров вычислялись средние арифметические значения перечисленных показателей и величины доверительных интервалов к ним. Данные морфометрических измерений приведены в табл. 1—3.

Результаты и обсуждение

Величина хлоропластов. В первую очередь обращают на себя внимание различия величины хлоропластов у отдельных видов (табл. 1, столбец 2). Наиболее крупные хлоропласты свойственны видам *Ligustrum* и *Syringa vulgaris*, средние по величине — видам *Fraxinus*, наиболее мелкие — *Olea europaea*, *Osmanthus fortunei*, *Phillyrea media*. Диапазон, в котором варьирует размер хлоропластов у исследованных видов, довольно велик — 12—25 мкм^2. Он в несколько раз превышает значения доверительных интервалов измерений, следовательно, установленные различия достоверны. Попарное сходство показателей для видов *Fraxinus ornus* и *F. oxycarpa*, *Ligustrum vulgare* и *L. japonicum*, *Olea europaea* и *Osmanthus fortunei* (последний вид выделен из рода *Olea*) свидетельствует о том, что величина хлоропластов является вполне стабильным признаком не только вида, но и рода.

ТАБЛИЦА 1

Показатели велчины хлоропластов и степени развития их тилакоидной системы у палисадных клеток 8 видов *Oleaceae*

Вид	Величина хлоропластов (площадь поперечного сечения в мкм^2)	Объем тилакоидной системы (в % от объема хлоропласта)	Число гран		Величина гран	
			на срезе хлоропласта	на 1 мкм^2	диаметр гран (в мкм)	число тилакоидов в гранах
1	2	3	4	5	6	7
Fraxinus ornus L.	$\frac{20.4}{2.2}$	$\frac{54.1}{3.4}$	$\frac{28}{3}$	$\frac{1.32}{0.15}$	$\frac{0.6}{0.1}$	$\frac{10}{2}$
F. oxycarpa Willd.	$\frac{18.9}{3.6}$	$\frac{51.3}{4.8}$	$\frac{26}{4}$	$\frac{1.36}{0.15}$	$\frac{0.6}{0.1}$	$\frac{11}{2}$
Olea europaea L.	$\frac{15.4}{2.0}$	$\frac{51.8}{4.2}$	$\frac{14}{2}$	$\frac{0.91}{0.10}$	$\frac{0.7}{0.1}$	$\frac{15}{2}$
Osmanthus fortunei Carr.	$\frac{12.0}{1.4}$	$\frac{50.2}{4.9}$	$\frac{13}{2}$	$\frac{0.92}{0.10}$	$\frac{0.8}{0.1}$	$\frac{14}{2}$
Syringa vulgaris L.	$\frac{20.8}{2.5}$	$\frac{55.4}{3.7}$	$\frac{21}{3}$	$\frac{1.01}{0.10}$	$\frac{0.8}{0.1}$	$\frac{19}{2}$
Ligustrum vulgare L.	$\frac{24.6}{2.0}$	$\frac{45.7}{3.0}$	$\frac{23}{2}$	$\frac{0.94}{0.10}$	$\frac{0.7}{0.1}$	$\frac{17}{2}$
L. japonicum Thunb.	$\frac{23.3}{2.2}$	$\frac{58.0}{3.9}$	$\frac{18}{2}$	$\frac{0.77}{0.10}$	$\frac{0.8}{0.1}$	$\frac{25}{3}$
Phillyrea media L.	$\frac{13.9}{1.6}$	$\frac{58.2}{4.8}$	$\frac{11}{1}$	$\frac{0.79}{0.10}$	$\frac{0.8}{0.1}$	$\frac{22}{3}$

Примечание. В числителе указаны средние арифметические значения измеренных величин, в знаменателе — доверительные интервалы измерений (то же самое в табл. 2 и 3).

В целом более мелкие хлоропласты как будто свойственны всей группе вечнозеленых видов. Однако связь между размером хлоропластов и вечнозеленостью определенно косвенного порядка. Дело в том, что исследованные вечнозеленые виды имеют многослойную палисаду, состоящую, как правило, из более мелких клеток, чем аналогичные клетки листопадных видов, где палисада представлена одним, максимум двумя слоями;

так что данное наблюдение лишь подтверждает существование известной корреляции между размером клеток мезофилла и размером их хлоропластов (Мокроносов, Багаутдинова, 1974).

Структура тилакоидной системы хлоропластов. С точки зрения структуры тилакоидной системы общая для всех видов закономерность состоит в наличии обратной зависимости между численностью гран и их величиной (табл. 1, столбцы 4—7). Наиболее мелкие по диаметру и числу тилакоидов, но многочисленные граны свойственны хлоропластам видов *Fraxinus*, наиболее крупные, малочисленные — хлоропластам *Ligustrum japonicum* и *Phillyrea media*. Остальные виды занимают промежуточное положение по структуре тилакоидной системы. Они имеют средние показатели величины и численности гран. Но и среди них различия заметны. Отличительной особенностью *Olea europaea* и *Osmanthus fortunei* является больший диаметр гран при сравнительно низком числе тилакоидов. Эти виды по структуре тилакоидной системы стоят ближе к видам *Fraxinus*. *Syringa vulgaris* и *Ligustrum vulgare*, наоборот, тяготеют к *Ligustrum japonicum* и *Phillyrea media*; по большинству показателей последние 4 вида не имеют достоверных отличий.

Зарегистрированные с помощью морфометрии особенности структуры тилакоидной системы у отдельных видов вполне ощутимы и для визуального восприятия, когда различия сравниваемых видов достаточно велики. В качестве примера приведены снимки хлоропластов палисадных клеток *Fraxinus ornus* и *Phillyrea media* (рис. 2 и 4, см. вклейки). Наблюдения в ранний период развития структуры хлоропластов показывают, что и в ювенильном возрасте видовые различия по величине и численности гран выражены отчетливо. Это продемонстрировано на тех же видах (рис. 1 и 3, см. вклейки). Таким образом, принципиально вопрос о том, какой будет структура тилакоидной системы зрелого хлоропласта у данного вида, может быть решен уже на начальном этапе ее формирования.

Поскольку полярно противоположные по структуре тилакоидной системы виды — *Fraxinus ornus* и *F. oxycarpa*, с одной стороны, и *Ligustrum japonicum* и *Phillyrea media*, с другой, — относятся соответственно к группам листопадных и вечнозеленых растений, первоначально казалось возможным связать именно с этим наблюдаемые различия структуры тилакоидной системы. Однако на примере других видов легко убедиться, что такая связь носит случайный характер. В то же время полученное нами распределение данных видов по величине и численности гран полностью совпало с их распределением по признаку светолюбия. Наиболее светолюбивые среди изученных — несомненно виды *Fraxinus*, менее светолюбивые — *Olea* и *Osmanthus*, самые теневыносливые — *Syringa*, *Ligustrum* и *Phillyrea*.

Типичность мелких гран для хлоропластов светолюбивых растений, а крупных — для хлоропластов теневыносливых известна и из литературы (Goodchild и др., 1972). Аналогичное различие по структуре тилакоидной системы установлено между хлоропластами палисадной и губчатой ткани (Ballantine, Forde, 1970), а также между хлоропластами однотипных клеток мезофилла «световых» и «теневых» листьев (Goodchild и др., 1972). В связи с этим важно отметить, что по данным проведенных нами онтогенетических наблюдений обнаруженные особенности структуры тилакоидной системы у светолюбивых и теневыносливых видов представляют собой генетически обусловленные признаки вида или рода, тогда как подобные же различия структуры тилакоидной системы в хлоропластах «световых» и «теневых» листьев являются фенотипическими по своему происхождению. Доказательством тому служат экспериментальные данные о влиянии различной интенсивности света на структуру тилакоидной системы хлоропластов. При низкой интенсивности света величина гран увеличивается, при высокой — уменьшается, причем хлоропласты молодых листьев более отзывчивы на изменения условий освещенности, чем хлоропласты зрелых и стареющих листьев (Ballantine, Forde, 1970; Taylor, Graig, 1971; Brangeon, 1973).

Таким образом, литературные сведения (Goodchild и др., 1972) и наши данные по *Oleaceae* иллюстрируют реальность существования различных структурных вариантов тилакоидной системы в хлоропластах нормально развитых листьев разных, в том числе и близкородственных, видов растений. Характер структуры тилакоидной системы хлоропластов отражает степень светолюбия конкретного вида (рода).

Из данных табл. 1 (столбец 3) видно, что доля тилакоидов в объеме хлоропластов у видов, имеющих малое число крупных гран, выше (около 60%), чем у видов, имеющих множество мелких гран (около 50%). Это соответствует биохимическим данным. Экспериментально показано, что хлоропласты с крупными гранами, свойственные «теневым» листьям и листьям теневыносливых растений, отличаются более высоким содержанием хлорофилла (Goodchild и др., 1972). Однако это не означает, что абсолютная производительность хлоропластов теневыносливых растений выше. Имеются данные как раз обратного порядка (Böhning, Burnside, 1956). Вопрос о сравнительной оценке функциональной эффективности того или другого структурного варианта тилакоидной системы достаточно сложен.

Формирование комплекса пластоглобул. Пластоглобулы являются практически постоянным компонентом структуры хлоропластов, но в хлоропластах молодых растущих клеток число и величина их минимальны, а в хлоропластах старых, близких к смерти клеток они достигают максимальной величины и численности. Суммарный объем пластоглобул в хлоропласте находится в прямой зависимости от возраста клетки (Lichtenthaler, 1969; Гамалей, 1975). Данные для одновозрастных клеток показывают сходную картину в отношении интенсивности накопления пластоглобул у всех видов (табл. 2, столбец 2). Измерения проводились сразу после прекращения роста листа. По-видимому, скорость роста пластоглобул более или менее одинакова не только в этот период, так как конечные показатели их суммарного объема внутри групп листопадных и вечнозеленых видов тоже близки между собой, особенно у листопадных видов (табл. 2, столбец 3). Различия этих показателей среди вечнозеленых видов не свидетельствуют о разной интенсивности накопления пластоглобул, поскольку возраст заканчивающих жизнь листьев у этих видов разный. Сравнивая конечные показатели объема пластоглобул в пожелтевшем листе для листопадных и вечнозеленых видов, легко убедиться, что у вечнозеленых видов они в 2—3 раза выше. Это закономерно отражает в несколько раз большую продолжительность жизни клеток мезофилла вечнозеленых видов. Таким образом, явно выраженную видовую специфику в отношении интенсивности накопления пластоглобул мы не обнаружили.

Вместе с тем очевидны различия в характере процесса накопления пластоглобул (табл. 2, столбцы 4 и 5). У одних видов развитие комплекса пластоглобул идет в основном путем увеличения диаметра капель при неизменном их числе (виды *Fraxinus*, *Ligustrum*, *Syringa vulgaris*), у других, наоборот, — посредством увеличения числа капель при неизменном их диаметре (*Phillyrea media*), у третьих — путем использования обеих возможностей роста (*Olea europaea* и *Osmanthus fortunei*). Такие различия в характере процесса накопления пластоглобул установлены Лихтенталером на данных о большом числе видов (Lichtenthaler, 1966, 1968, 1969); согласно его наблюдениям, в хлоропластах листьев травянистых растений и в хлоропластах плодов по мере старения клеток образуется множество мелких пластоглобул, а в хлоропластах листьев большинства древесных растений — меньшее число значительно более крупных пластоглобул. Хлоропласты мезофилла исследованных нами видов по классификации Лихтенталера должны быть отнесены к второй группе. Тем не менее, по нашим данным, только среди листопадных видов наблюдаются сходства величины и численности пластоглобул в хлоропластах одновозрастных клеток; среди вечнозеленых видов различия по этим показателям велики. В целом такого рода видовая специфика не очень значима, поскольку

ТАБЛИЦА 2

Величина, численность и общий объем пластоглобул в хлоропластах палисадных клеток 8 видов *Oleaceae*

Виды	Объем пластоглобул в хлоропласте листа, закончившего рост (в % от объема хлоропласта)	Объем пластоглобул в хлоропласте пожелтевшего листа (в % от объема хлоропласта)	Диаметр пластоглобул в хлоропластах пожелтевшего листа (в мкм)	Число пластоглобул на поперечном срезе хлоропласта пожелтевшего листа
1	2	3	4	5
Листопадные				
Fraxinus ornus L.	$\frac{4.2}{1.2}$[1]	$\frac{10.3}{1.7}$	$\frac{0.8}{0.1}$	$\frac{12}{1}$
F. oxycarpa Willd.	$\frac{2.9}{1.4}$	$\frac{14.6}{4.0}$	$\frac{0.9}{0.1}$	$\frac{12}{1}$
Syringa vulgaris L.	$\frac{4.8}{1.7}$	$\frac{12.3}{3.5}$	$\frac{0.8}{0.2}$	$\frac{10}{1}$
Ligustrum vulgare L.	$\frac{4.3}{1.4}$	$\frac{10.7}{2.6}$	$\frac{0.8}{0.1}$	$\frac{12}{1}$
Вечнозеленые				
Phillyrea media L.	$\frac{4.5}{1.3}$	$\frac{19.3}{2.0}$	$\frac{0.6}{0.1}$	$\frac{25}{3}$
Ligustrum japonicum Thunb.	$\frac{6.2}{1.9}$	$\frac{26.0}{3.0}$	$\frac{1.6}{0.2}$	$\frac{13}{1}$
Olea europaea L.	$\frac{4.9}{1.6}$	$\frac{28.5}{3.2}$	$\frac{1.2}{0.2}$	$\frac{30}{4}$
Osmanthus fortunei Carr.	$\frac{5.2}{2.0}$	$\frac{31.2}{2.8}$	$\frac{1.2}{0.2}$	$\frac{48}{5}$

[1] Значение отношения такое же, как и в табл. 1.

суммарный объем пластоглобул в хлоропласте непосредственно не связан с формой их накопления (табл. 2); но эта специфика достаточно стабильна и может быть использована при решении определенных систематических вопросов.

Содержание крахмала в хлоропластах. По типу углеводного обмена все представители семейства *Oleaceae* отнесены к так называемым крахмальным растениям (Fischer, 1891). Тем не менее среди исследованных нами видов можно обнаружить существенные различия по интенсивности крахмалонакопления в хлоропластах палисадных клеток. Приведенные в табл. 3 показатели доли объема крахмальных зерен в составе хлоропласта измерены у зрелых листьев 1-го года жизни, а также у листьев 2-го, 3-го и 4-го годов жизни (у вечнозеленых видов). Фиксация образцов всех видов растений производилась одновременно; следовательно, исключалось влияние суточных и сезонных колебаний содержания крахмала в хлоропластах на измеренные показатели.

Данные для листьев 1-го года жизни (табл. 3, столбец 2) показывают, что различия видов по интенсивности крахмалонакопления не совпадают с их различиями по признаку вечнозелености и листопадности. К видам с более выраженным «крахмальным» типом углеводного обмена, согласно этим данным, следует отнести *Syringa vulgaris*, *Ligustrum vulgare* и *L. japonicum*. Им свойственно относительно более высокое содержание крахмала в хлоропластах палисадных клеток в течение всего вегетационного сезона. Хлоропласты остальных видов — *Fraxinus ornus* и *F. oxycarpa*, *Phillyrea media*, *Olea europaea*, *Osmanthus fortunei* — в те же сроки содержат меньшее количество крахмала. Среди двух видов *Fraxinus* более высокую крахмалоносность постоянно демонстрировал *F. oxycarpa*.

ТАБЛИЦА 3

Содержание крахмала в хлоропластах палисадных клеток 8 видов *Oleaceae*

Виды	Объем крахмальных зерен в хлоропластах листа (в % от объема хлоропласта)			
	зрелый лист 1-го года жизни (10 VIII 1972, 10 час. утра)	2-го года жизни	3-го года жизни	4-го года жизни
		10 V 1972, 10 час. утра		
1	2	3	4	5
Листопадные				
Fraxinus ornus L.	$\frac{3.0}{0.9}$[1]	—	—	—
F. oxycarpa Willd.	$\frac{5.6}{2.4}$	—	—	—
Syringa vulgaris L.	$\frac{21.8}{3.5}$	—	—	—
Ligustrum vulgare L.	$\frac{16.5}{2.6}$	—	—	—
Вечнозеленые				
Ligustrum japonicum Thunb.	$\frac{15.3}{2.1}$	$\frac{44.6}{4.0}$	$\frac{70.1}{3.5}$	$\frac{55.9}{2.7}$
Phillyrea media L.	$\frac{2.0}{1.0}$	$\frac{53.0}{3.3}$	$\frac{27.7}{3.3}$	$\frac{42.1}{3.0}$
Olea europaea L.	$\frac{8.6}{1.9}$	$\frac{47.8}{5.1}$	$\frac{39.6}{4.9}$	—
Osmanthus fortunei Carr.	$\frac{4.9}{1.8}$	$\frac{40.5}{4.6}$	$\frac{46.3}{4.6}$	$\frac{40.0}{4.0}$

[1] Значение отношения такое же, как и в табл. 1.

В листьях старшего возраста вечнозеленых видов тип углеводного обмена клеток мезофилла совершенно иной. Содержание крахмала в хлоропластах более старых листьев всегда значительно выше, чем в хлоропластах листьев 1-го года жизни (за исключением зимнего периода, когда крахмал вообще отсутствует в листьях любого возраста). Наши данные, приведенные в табл. 3, непригодны для иллюстрации этого положения, так как измерения для листьев 1-го года жизни и листьев старшего возраста проводились в разные сроки, но для выяснения видовой специфики они вполне могут быть использованы. Судя по этим данным, хлоропласты *Ligustrum japonicum* и в первый, и в последующие годы жизни листа имеют более высокое содержание крахмала, чем у остальных вечнозеленых видов, т. е. видовые различия по этому признаку, установленные для листьев 1-го года жизни, свойственны и более позднему периоду развития листьев данных растений.

Заключение

Проведенное исследование показало, что даже у близкородственных растений, относящихся к одному семейству, структура хлоропластов может иметь отчетливо выраженные специфические различия. Одни из особенностей структуры хлоропластов более очевидны, другие — менее отчетливы и выявляются только с помощью морфометрии на достаточно большом экспериментальном материале, но в целом каждый вид имеет комплекс отличительных ультраструктурных признаков. Анализ приведенных выше таблиц показывает, что значения почти всех измерявшихся показателей имеют достаточно большой разброс.

Вполне стабильным для вида признаком является величина хлоропластов. Различия в этом отношении весьма значительны и находятся в полном соответствии с видовыми различиями по величине клеток палисады. Структура тилакоидной системы, как оказалось, тоже имеет видовые особенности, которые связаны со степенью светолюбия того или иного вида, и может быть с успехом использована в диагностических целях. Интенсивность накопления пластоглобул у исследованных видов примерно одинакова; объем пластоглобул в хлоропластах является функцией возраста клетки. Но характер процесса накопления пластоглобул (число и величина их) специфичен для каждого вида. Наконец, по содержанию крахмала межвидовые различия структуры хлоропластов вполне достоверны, несмотря на то что все исследованные виды по типу углеводного обмена относятся к «крахмальным» растениям. Возможны и другие признаки, отражающие видовую специфику структуры хлоропластов, но они труднее поддаются оценке.

По совокупности перечисленных ультраструктурных признаков можно заключить о сходстве структуры хлоропластов у следующих видов: 1) *Fraxinus ornus* и *F. oxycarpa*; 2) *Olea europaea* и *Osmanthus fortunei*; 3) *Syringa vulgaris*, *Ligustrum vulgare*, *L. japonicum* и *Phillyrea media*. Такое распределение видов, во-первых, позволяет сделать вывод, что структура хлоропластов более специфична для рода, чем для вида. Во-вторых, очевидно, что видовые и родовые различия по структуре хлоропластов более отчетливы, чем групповые различия между листопадными и вечнозелеными видами. Наглядный пример этого — сходство структуры хлоропластов у двух видов *Ligustrum*, один из которых (*L. vulgare*) является листопадным, а другой (*L. japonicum*) — типично вечнозеленым. Вообще, с точки зрения структуры хлоропластов, мы не обнаружили явных специфических черт, свойственных раздельно группам листопадных и вечнозеленых растений.

Пример хлоропластов дает основание считать, что структура других клеточных органелл тоже в определенной мере специфична для вида или рода. Однако установить это значительно сложнее; наш опыт работы с указанными видами растений включает и позитивные, и негативные результаты. Так, видовые особенности ядерной структуры достаточно четко выявляются в организации белковых кристаллов. Различия формы, величины и численности белковых кристаллов клеточного ядра настолько очевидны, что вполне могут быть использованы как диагностические признаки этих видов растений (Васильев, Гамалей, 1975). В то же время попытка выявить с помощью морфометрии видовые особенности структуры митохондрий не привела к успеху. Митохондрии сравнивались по величине и по соотношению объемов пространств, расположенных внутри и снаружи крист. Достоверные различия обнаружены не были, хотя из литературы известна возможность установления подобных различий (Христолюбова, 1974).

С точки зрения функциональной специализации клеток ассимиляционной ткани, неудивительно, что видовая ультраструктурная специфика наиболее ярко проявляется в структуре хлоропластов. Можно ожидать, что в будущем прогресс морфометрической техники сделает возможным успешное использование всех деталей структуры клетки для целей систематики растений.

Авторы выражают глубокую благодарность С. Б. Стефанову за консультации по методике морфометрии.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е., Ю. В. Гамалей. (1975). Белковые кристаллы в клетках растений. Цитология, 17, 4. — Гамалей Ю. В. (1975). Продолжительность жизни хлоропластов в клетках мезофилла листопадных и вечнозеленых растений. Цитология, 17, 10. — Глаголев А. А. (1933). О геометрических методиках количественной минералогии при анализе горных пород. Тр. Инст. прикладн. минералогии, 59. — Мокроносов А. Т., Р. И. Багаутдинова. (1974). Динамика хлоропластов в листьях картофеля. Физиол. раст., 21, 6 : 1132—1138. — Христолюбова Н. Б. (1974). Митохондрии родительских форм в клетках колеоптилей пшенично-пырейных гибридов, разных по генотипу. В кн.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях, Петрозаводск. — Ballantine J. E. M., A. Forde. (1970). The effect of light intensity and temperature on plant growth and chloroplast ultrastructure in soybean. Amer. J. Bot., 57, 10 : 1150—1160. — Böhning R. H., C. A. Burnside. (1956). The effect of the light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun- and shade plants. Amer. J. Bot., 43, 5 : 557—561. — Brangeon J. (1973). Compared ontogeny of the two types of chloroplast of *Zea mays*. J. Microscopie, 16 : 233—242. — Echlin P. (1970). The photosynthetic apparatus in prokaryotes and eukaryotes. In: Organization and control in protokaryotic and eukaryotic cells. Cambridge. — Fischer A. (1891). Beiträge sur Physiologie der Holzgewächse. Ib. wiss. Bot., 22. — Gibbs S. P. (1970). The comparative ultrastructure of the algal chloroplast. Ann. N. Y. Acad. Sci., 175 : 517—529. — Goodchild D. J., O. Björkman, N. A. Pyliotis. (1972). Chloroplast ultrastructure, leaf anatomy and content of chlorophyll and soluble protein in rainforest species. Carnegie Inst. Ann. Rept. Dir. Dep. Plant Biol., Stanford : 102—107. — Klein R. M. (1970). Relationships between blue-green and red algae. Ann. N. Y. Acad. Sci., 175 : 623. — Lichtenthaler H. K. (1966). Plastoglobuli und Plastidenstruktur. Ber. deutsch. bot. Ges., 79 : 82—88. — Lichtenthaler H. K. (1968). Plastoglobuli and the fine structure of plastids. Endeavour, 27 : 144—149. — Lichtenthaler H. K. (1969). Localization and functional concentrations of lipoquinones in chloroplasts. In: Progress in photosynthesis research. Tübingen, 1 : 304—324. — Lindauerová T., N. A. Strych. (1969). Chloroplasts and botanical taxonomy. Acta agronom. Acad. sci. Hungar., 18, 3—4 : 412—415. — Tailor A. O., A. S. Graig. (1971). Plants under climatic stress. II. Low temperature, high light effects on chloroplast ultrastructure. Plant Physiol., 47 : 719—725. — Tôyama S. (1974). Electron microscope studies on the morphogenesis of plastids. IX. The phylogeny of photosynthetic apparatus with special reference to lamellar structure. Jap. J. Bot., 20, 7 : 413—438. — Weibel E. R. (1969). Stereological principles for morphometry in electron microscopic cytology. Intern. Rev. Cytol., 25 : 235—302. — Weier T. E. (1963). Changes in the fine structure of chloroplasts and mitochondria during phylogenetic and ontogenetic development. Amer. J. Bot., 50, 4 : 604.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и
Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 20 III 1975.

SUMMARY

Using the method of cytological morphometry the structural peculiarities of chloroplasts of palisade cells in mesophyll of 8 representatives of *Oleaceae* have been studied. The study has shown that chloroplasts of closely related species, pertaining to this family, have clearly manifested structural specificity. The size of the chloroplasts, the size and number of grana of the thylakoid system, the organization of plastoglobuli complex and the intensity of starch accumulation are stable characters of a species (genus). The structural pattern of thylakoid system of chloroplasts reflects the degree of photophily of species (genus) and may serve as a diagnostic character. No clear specific features characteristic of chloroplasts of deciduous and evergreen plant species separately have been discovered. The results of the study show the possibility of using the ultrastructural level of organization of plants in the field of their systematics and taxonomy.

ТОМ 61 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1976, № 1

УДК 581.3 : 581.14 : 582.683.2

М. С. Яковлев, Г. К. Алимова

ЭМБРИОГЕНЕЗ У *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. *(CRUCIFERAE)*

M. S. YAKOVLEV, G. K. ALIMOVA. EMBRYOGENESIS IN *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. (*CRUCIFERAE*)

При формировании зародыша и эндосперма у *Arabidopsis thaliana* наблюдаются два типа клеточных делений: синхронный и асинхронный. На основе последнего в зародыше осуществляется процесс гистогенных дифференцировок. Четко выявлены фазы эмбриогенеза: проэмбриональная и эмбриональная, определены закладки основных органов зародыша и установлена последовательность их развития.

Уделено внимание суспензору как гаусториальному органу, связанному с питанием и продвижением развивающегося зародыша в ткань эндосперма.

Изучение процессов детерминации и дифференциации эмбриональных клеток и их производных является основной проблемой в эмбриологии растений. К сожалению, мы все еще мало знаем о путях возникновения эмбриональных клеток, из которых формируются основные ткани зрелого зародыша.

Детерминация и дифференциация эмбриональных структур происходят при первом делении зиготы. Две ее производные клетки с момента своего возникновения не равнозначны, каждая из них имеет свой путь развития и свое назначение; одна является источником формирования тела зародыша, другая — образует несколько клеток, формирующих суспензор и имеющих временное функциональное значение.

На примере *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. нами предпринята попытка проследить гистологическую дифференциацию проэмбриональных клеток с учетом их онтогенеза и выявить характерные черты формирования осевых и аппендикулярных органов зрелого зародыша. *A. thaliana* известен как один из наиболее интересных и перспективных объектов исследований во многих областях экспериментальной и теоретической ботаники. Эмбриологических исследований, посвященных *A. thaliana*, очень мало, между тем это растение, имеющее короткий жизненный цикл (8—10 поколений в год в условиях культуры), размножающееся при естественном самоопылении, образующее большое число семян и хорошо произрастающее в культуре, могло бы с успехом использоваться для решения ряда вопросов эмбриологии.

Классическим примером формирования зародыша у крестоцветных является *Capsella bursa-pastoris* (Hanstein, 1870; Фаминцын, 1879; Souèges, 1914а, б). Схема формирования зародыша у этого вида была положена в основу Cruciferae-типа по классификации Шнарфа (Schnarf, 1929) и Суэжа (Souèges, 1939) и Onagrad-типа по классификации Джогансена (Johansen, 1950).

Формирование зародыша у *Arabidopsis thaliana* происходит по типу Capsella bursa-pastoris за тем исключением, что на конце суспензора не образуется большой пузыревидной клетки, столь характерной для пастушьей сумки.

В первой половине июня 1970 и 1971 гг. мы проводили фиксацию цветков на разных фазах их развития с растений *A. thaliana*, произрастающих в качестве сорняка на грядках в Ботаническом саду АН СССР (Ленинград). Для фиксации материала использовались смеси Навашина (10 : 4 : 1) и Карнуа (6 : 3 : 1), а также смесь следующего состава: 100 см^3 70° спирта, 7 см^3 ледяной уксусной кислоты, 7 см^3 формалина. Заключение в парафин проводилось по обычной методике. Толщина срезов 10 мк. Препараты окрашивались генциан-виолетом по Ньютону с подкраской оранжем «G» в гвоздичном масле и железным гематоксилином по Гайденгайну. Реакция по Фёльгену на ДНК была слабозаметной вследствие слабой хроматизации ядер и распределения хроматина в виде мелких глыбок по всему объему ядра.

Процесс оплодотворения

Готовый к оплодотворению зародышевый мешок *Arabidopsis thaliana* состоит из яйцевого аппарата (яйцеклетка и две синергиды), центральной клетки с двумя сближенными полярными ядрами, которые располагаются непосредственно над яйцеклеткой, и трех небольших антипод (табл. I, *1*). Место прикрепления яйцеклетки несколько сдвинуто на дорзальную сторону зародышевого мешка и расположено немного выше основания синергид. Антиподы очень недолговечны и дегенерируют к моменту проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок.

Пыльцевая трубка изливает свое содержимое в одну из синергид, вызывая ее разрушение. Вторая синергида более жизнеспособна и может сохраняться до профазы зиготы (табл. I, *7*). Иногда наблюдалось вхождение дополнительной пыльцевой трубки, что приводило к гибели второй синергиды (табл. I, *3*).

Согласно нашим наблюдениям, у *A. thaliana* тип оплодотворения премитотический, поскольку слияние половых ядер происходит до начала митоза зиготы (Герасимова-Навашина, 1958, 1960); при этом объединение половых ядер в яйцеклетке осуществляется медленнее, чем в центральной клетке. Когда в ядре яйцеклетки наблюдается разрыхление хроматина спермия, во вторичном ядре центральной клетки в зоне растворения спермия уже выделилось ядрышко (табл. I, *3*). Образование второго ядрышка в ядре яйцеклетки наблюдается много позднее. Так, в случае, представленном в табл. I, *5*, второе ядрышко в ядре зиготы наблюдалось после образования двух ядер эндосперма.

Первичное ядро эндосперма значительно раньше зиготы приступает к делению, образуя в дальнейшем многоядерный эндосперм (табл. I, *4*). Ядро зиготы долгое время пребывает в состоянии покоя.

Зигота по сравнению с яйцеклеткой сильно видоизменяется (ср. *1*, *4*, *5*, *6* и *7* табл. I). Широкая, обращенная к халазе часть яйцеклетки суживается после образования зиготы и становится булавовидной, а основание зиготы шире, чем у яйцеклетки. Зигота сильно вырастает в длину, вдаваясь глубоко в развивающийся эндосперм. Бóльшая часть зиготы занята вакуолью. Ядро зиготы смещается вакуолью в апикальный густоплазменный конец клетки. Начало деления (профаза митоза) в ядре зиготы наблюдалось нами на стадии 4-ядерного эндосперма. Зародышевый мешок к этому времени сильно вырастает, значительно увеличиваясь в длину.

Наши данные по строению зрелого зародышевого мешка и процессу оплодотворения у *A. thaliana* согласуются с описаниями Гиньяра (Guignard, 1902) Вандендриса (Vandendries, 1909), Г. Б. Родионовой (1967б). Шульц и Дженсена (Schulz R., Jensen, 1968a), сделанными на других представителях крестоцветных.

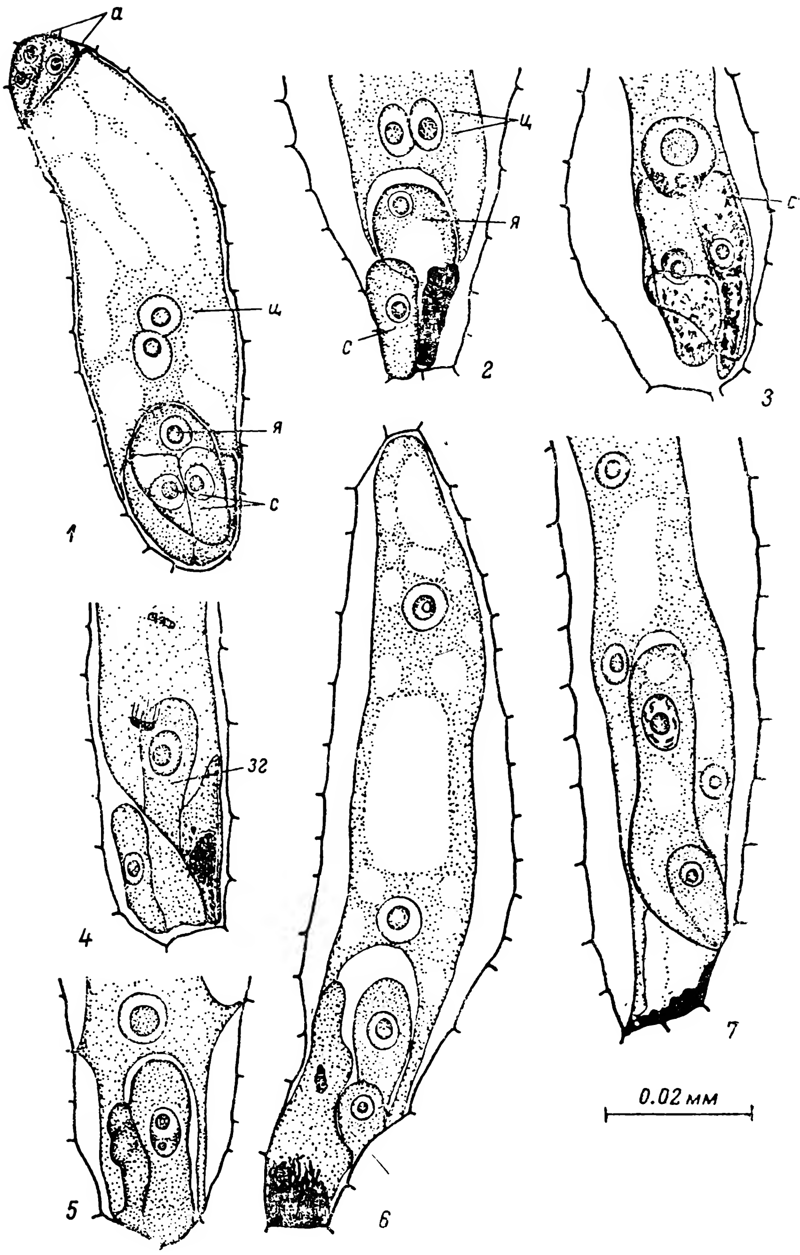


Таблица I

Процесс оплодотворения у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

1 — зрелый зародышевый мешок, на переднем плане яйцеклетка (*я*), за ней две синергиды (*с*), центральная клетка с двумя сближенными полярными ядрами (*ц*), три антиподы (*а*); *2* — пыльцевая трубка в одной из синергид; *3* — слияние спермиев с ядром яйцеклетки и вторичным ядром центральной клетки; *4* — зигота (*зг*) и телофаза первичного ядра эндосперма; *5* — зигота и одно из двух ядер эндосперма; *6* — оплодотворенный зародышевый мешок: зигота, синергида и 2-ядерный эндосперм; *7* — профаза зиготы, синергида и многоядерный эндосперм.

Эмбриогенез

Зигота *A. thaliana* делится поперечной перегородкой. В силу полярности зиготы (табл. II, *1*, *2*) образуются две неравные клетки — маленькая густоплазменная апикальная и большая вакуолизированная базальная. Апикальная клетка дает начало телу зародыша, а из базальной путем последующих поперечных делений образуется суспензор, клетки которого сильно вакуолизированы (табл. II, *2—4*). Из двух образовавшихся кле-

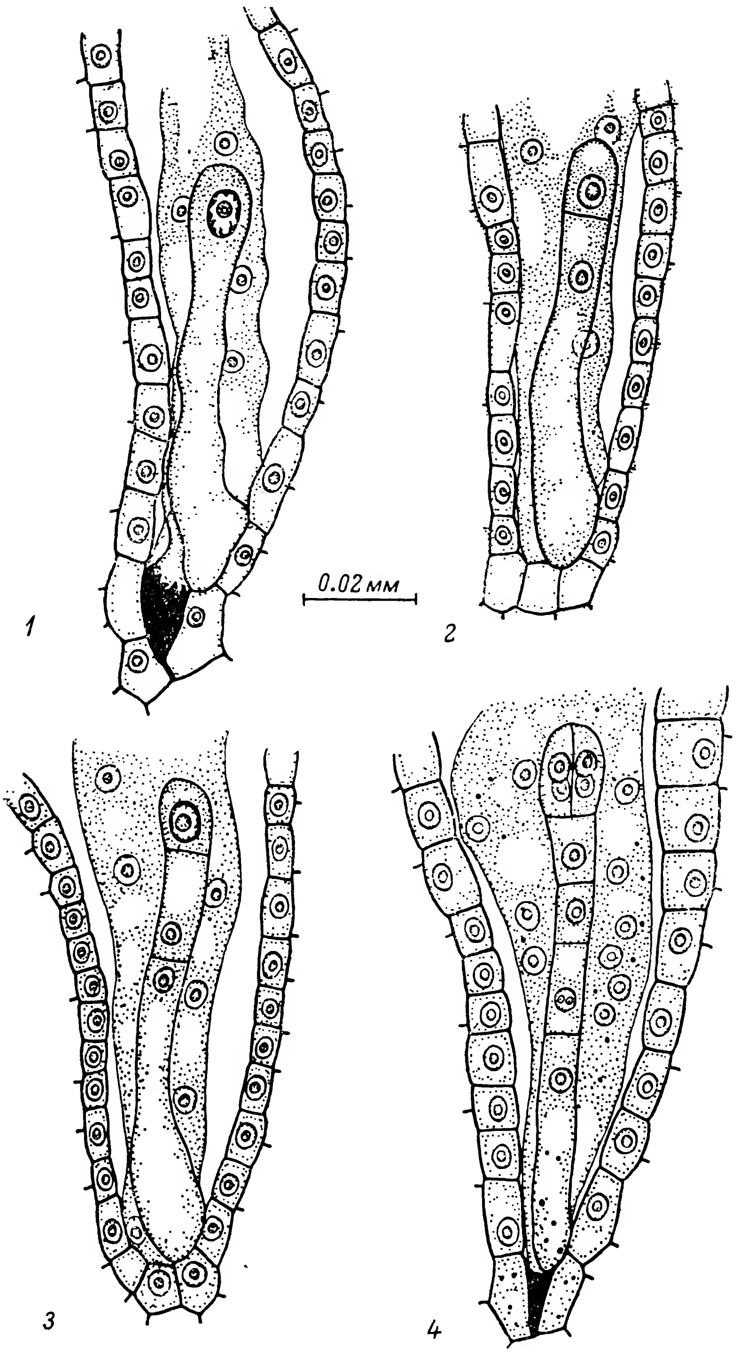


Таблица II

1—4 — развитие зародыша и эндосперма у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

ток базальная раньше переходит к делению, она делится поперечной перегородкой на две неравные клетки (табл. II, *3*).

Затем приступает к делению апикальная клетка; она несколько округляется и делится продольной стенкой на две равные клетки (табл. III, *4*, *5*). Каждая из них вскоре делится стенкой, ориентированной перпендикулярно стенке первого деления; в результате образуются квадранты. Суспензор проэмбрио представлен четырьмя клетками (табл. II, *4*). Каждый из квадрантов делится поперечной стенкой (табл. III, *7*, *8*), образуя

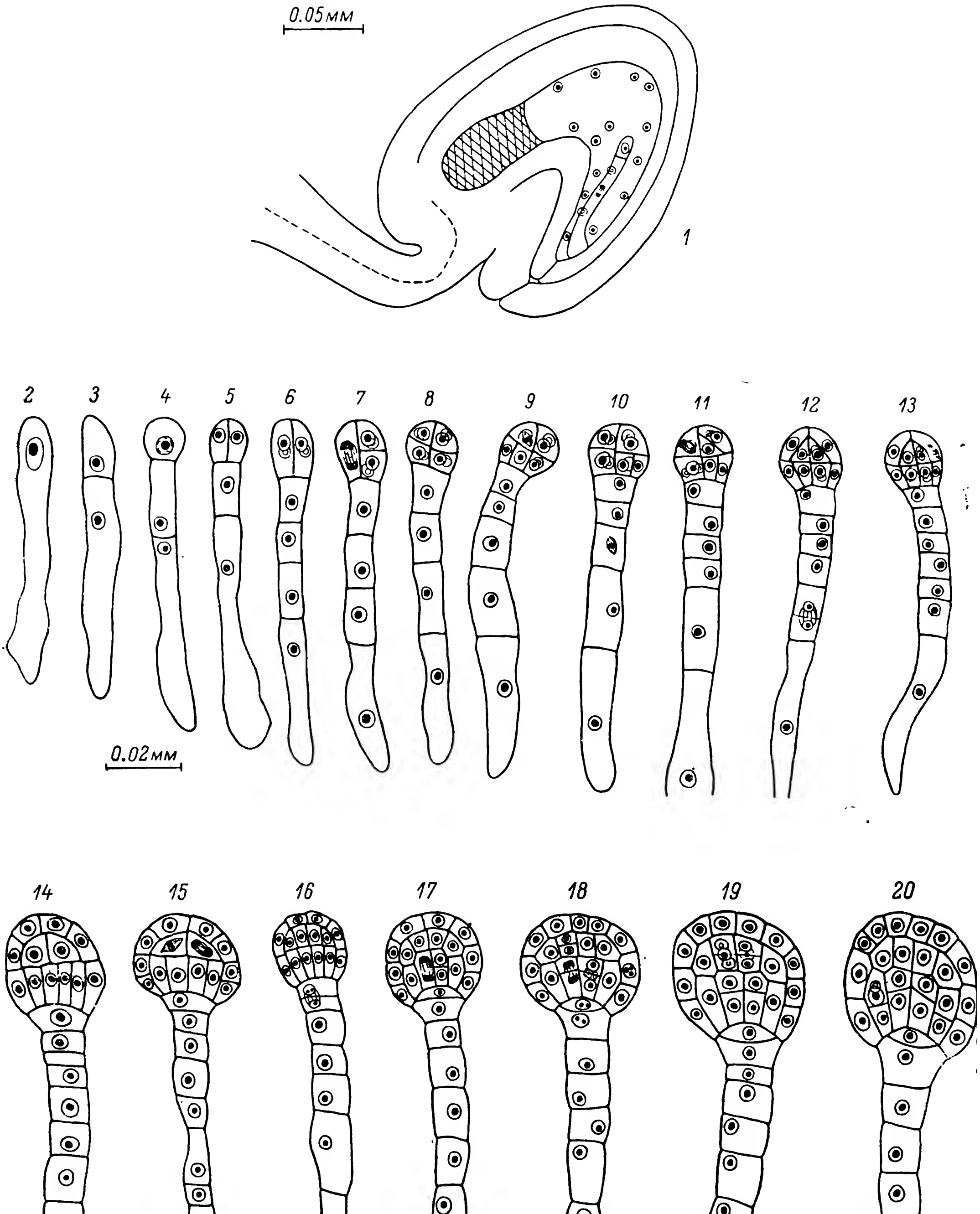


Таблица III

Развитие зародыша у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

1 — семяпочка; *2—28* — этапы развития зародыша и суспензора; *29—35* — более поздние этапы развития зародыша.

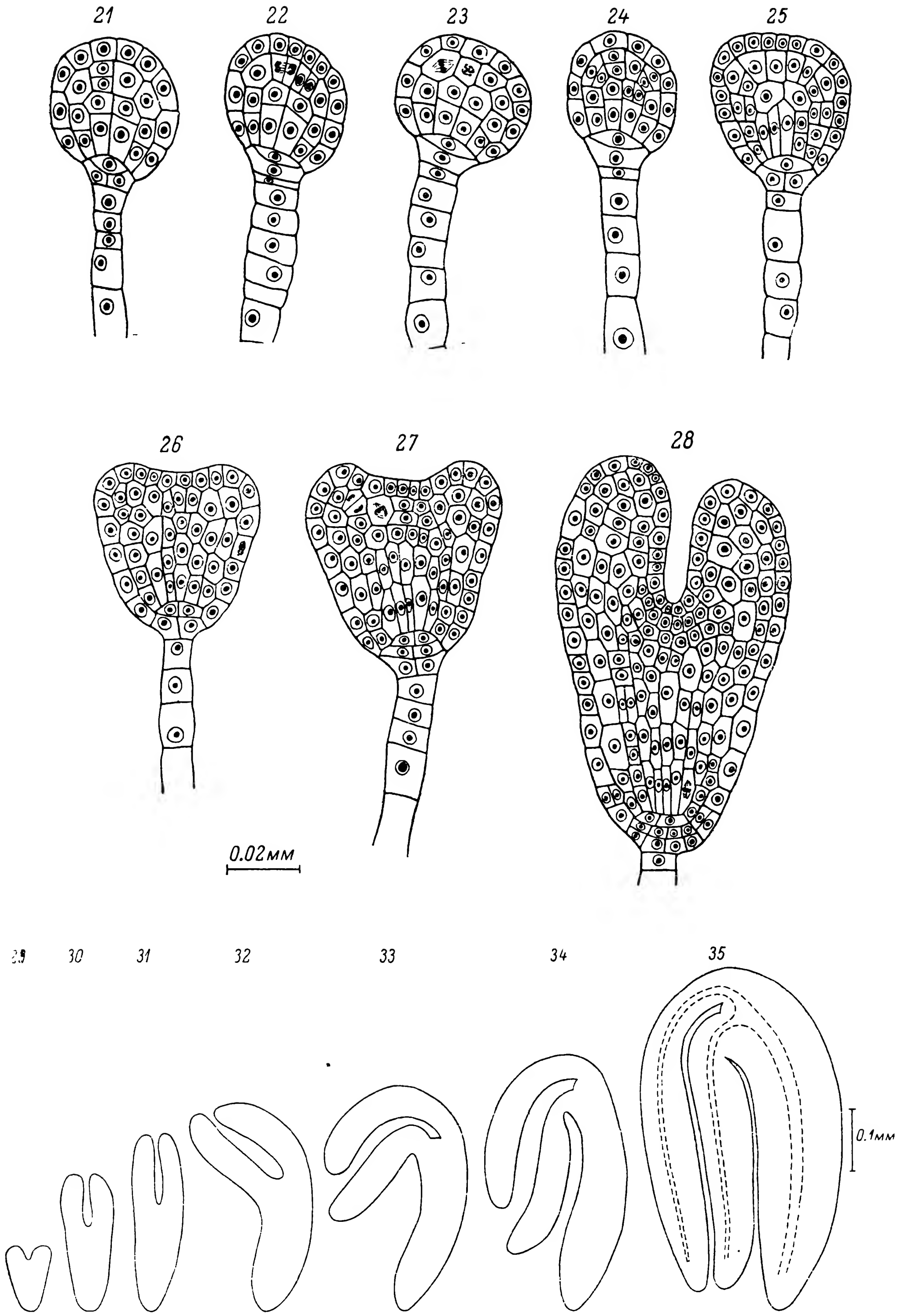


Табл. III (*продолжение*).

октанты проэмбрио. Эти деления являются синхронными. У проэмбрио образуются два этажа клеток, каждый из которых представлен четырьмя клетками.

Каждая клетка октанта проэмбрио периклинально разделяется на внутреннюю и внешнюю клетки (табл. III, *9—12*), причем возникшие таким путем восемь внешних клеток представляют собой инициали эмбриодермы. Появление эмбриодермы характеризует переход от предзародышевой фазы развития к зародышевой (Яковлев, 1972). Согласно нашим наблюдениям, отделение клеток эмбриодермы не имеет синхронного характера; первоначально образуются клетки эмбриодермы в нижней половине зародыша, в большинстве случаев — с дорзальной стороны зародышевого мешка (табл. III, *9*, *10*). Ко времени полного обособления эмбриодермы суспензор образует ряд из 6—7 клеток (табл. III, *11*, *12*).

Еще до начала делений во внутренних клетках зародыша инициальные клетки эмбриодермы начинают антиклинально делиться, увеличивая число клеток поверхностного слоя (табл. III, *13*).

Из внутренних клеток зародыша первыми приступают к делению клетки нижнего яруса; они делятся продольными стенками, откладывая кнаружи инициали периблемы, а вовнутрь — инициали плеромы (табл. III, *14*). Несколько позднее делятся клетки верхнего яруса (табл. III, *15*). На табл. III, *14* представлен случай, когда клетки нижнего яруса уже поделились на инициали периблемы и плеромы, а клетки верхнего яруса еще не приступили к делению.

Перед отделением инициалей периблемы и плеромы происходит обособление в основании зародыша особой клетки, которую Ганштейн (Hanstein, 1870) назвал гипофизом. Гипофизарной клетке крестоцветных приписывают очень важную роль. Эта клетка делится поперечно изогнутой стенкой, в результате чего образуются две различные по размерам, форме и назначению клетки. Верхняя небольшая линзовидная клетка гипофиза дает начало инициалям корня, а инициали чехлика образуются из нижней крупной клетки гипофиза.

После прекращения продольных делений в клетках верхнего яруса происходят поперечные деления во внутренних клетках обоих ярусов зародыша. В нижнем ярусе первыми переходят к поперечным делениям клетки плеромы (табл. III, *17*, *18*). В результате этих делений возникают неравные клетки: верхняя несколько меньше нижней. Позднее в процессе роста клеток это различие еще больше увеличивается (табл. III, *18—22*). В результате более поздних поперечных делений клеток периблемы образуются равновеликие клетки (табл. III, *22—24*). Поперечные и продольные деления наблюдаются также в клетках верхнего яруса зародыша (табл. III, *18—22*).

Клеточные деления вскоре становятся более частыми на противоположных концах периферической зоны верхнего яруса шаровидного зародыша (табл. III, *23—27*), что указывает на начало образования семядолей. Зародыш становится более или менее сердцевидным в продольном сечении. Зоны периблемы и плеромы гипокотиля увеличиваются путем добавления новых клеток, большей частью делящихся поперечно (табл. III, *28*).

По мере развития зародыша сильно разрастаются гипокотиль и семядоли. Для *A. thaliana*, как и для других крестоцветных, характерна ана-амфитропная семяпочка (Родионова, 1967а), согнутая в виде подковы; в силу пространственных отношений развивающийся зародыш также изгибается и приобретает подковообразную форму (табл. III и IV, *3*, см. вклейку).

Зрелый зародыш имеет крупные семядоли, между которыми едва намечается точка роста, представленная инициалями будущего эпикотиля (табл. IV, *3*, *4*). Гипокотильная область зародыша хорошо развита, его центральная часть имеет прокамбиальный тяж, переходящий в семядоли. Непосредственным продолжением гипокотиля является корневой апекс, возникший в результате делений гипофизарной клетки. Инициали коры корня представлены одним слоем клеток, а чехлик — четырьмя.

Эндоспермогенез

У *A. thaliana* эндосперм, как и у других представителей крестоцветных, развивается по нуклеарному типу, т. е. сначала проходит ценоцитную, а затем клеточную стадию.

Эндосперм в своем развитии опережает зародыш и к моменту деления зиготы (профаза митоза) имеет 4—8 ядер (см. таблицу в тексте). На стадии 2-клеточного проэмбрио он представлен 8—16 ядрами. В этот период своего развития ценоцитный эндосперм имеет большую центральную вакуоль, которую пересекают цитоплазматические тяжи с редко разбросанными ядрами. В узком микропилярном районе зародышевого мешка цитоплазма эндосперма плотно прилегает к зародышу и богата ядрами (табл. II, *1*, *2*).

Число ядер в зиготе, проэмбрио и эндосперме *Arabidopsis thaliana*

Начальные фазы развития зародыша	Число ядер в эндосперме (энд)	Соотношение числа ядер зг(пр) : энд
Зигота (зг)		
ранняя	2	1 : 2
средняя	4	1 : 4
поздняя	4—8	1 : 8
Проэмбрио (пр)		
2-клеточный	8	2 : 8
» »	16	2 : 16
3-клеточный	32	3 : 32

На стадии 2-клеточного проэмбрио все 16 ядер эндосперма снова делятся, но говорить о полной синхронности их делений на этой стадии развития эндосперма довольно трудно, поскольку по мере разрастания и усиления изогнутости зародышевого мешка появляется сдвиг в митотических фазах. Здесь имеет место волнообразный характер распространения митозов в ядрах эндосперма (Петрова, 1968а, б). Раньше приступают к делению ядра эндосперма, расположенные в его центральной части, немного позднее — ядра эндосперма, находящиеся в узком микропилярном и халазальном районах зародышевого мешка. Когда в центральной части эндосперма ядра находятся в телофазе, ядра, расположенные в халазальной части, проходят анафазу, а в узкой микропилярной части — метафазу. Исходя из этих данных, можно заключить, что волны митоза возникают в центральной части эндосперма и движутся в разных направлениях: одна — к микропиле, другая — к халазе. На стадии 3—4-клеточного проэмбрио в эндосперме образуются 32 ядра, а в фазе 8-клеточного проэмбрио — 64. Волнообразный характер распространения делений в эндосперме сохраняется и на стадии зародыша.

Ценоцитная стадия эндосперма очень продолжительна. Только к моменту закладки семядольных бугорков зародыша формируется клеточный эндосперм.

Обсуждение

При формировании зародыша и эндосперма у *Arabidopsis thaliana* наблюдаются два типа клеточных делений: синхронный (рис. 1) и асинхронный (рис. 2).

Что представляют собой эти два основных типа клеточных делений? Каковы их характерные черты и каково значение их в общем цикле развития зародыша и эндосперма?

Необходимо отметить, что при формировании эмбриональных структур синхронный и асинхронный способы деления клеток встречаются постоянно. Синхронное деление наблюдается при свободноядерном, или ценоцитном, состоянии клетки, когда кариокинез не сопровождается цитокинезом.

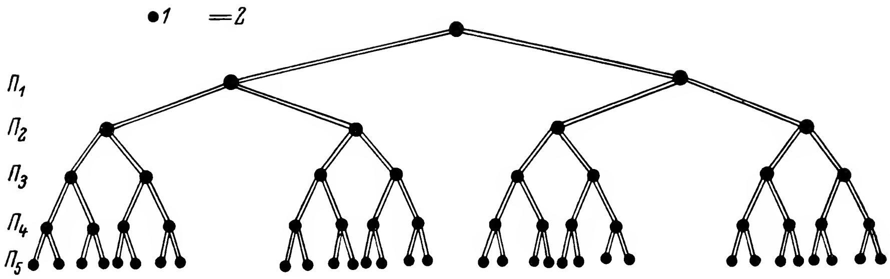


Рис. 1. Схема синхронного типа деления ядер в ценоцитных структурах.

1 — делящееся ядро, 2 — деление; $П_{1,\,2}\ldots$ — последовательные поколения ядер.

Клетка в этом случае представляет собою единое многоядерное образование, своего рода колонию с генетически однородными ядрами. Это в высшей степени своеобразная клетка, которая в конечном счете образует специализированные, непохожие на исходную клетки. Ярким примером подобного рода клеток может служить гаметоцитная свободноядерная клетка; ее генезис заканчивается фазой зародышевого мешка с яйцеклеткой, синергидами, антиподами и центральной клеткой (Яковлев, 1974). Последняя после слияния двух ее ядер и завершения процесса двойного оплодотворения становится инициальной клеткой свободноядерного эндосперма. Многочисленные примеры ценоцитных образований приведены в работе одного из авторов этой статьи (Яковлев, 1965).

Общей чертой ценоцитных структур является синхронное деление ядер, которое обычно сменяется клеткообразованием; на смену многоядерному ценоциту приходят одноядерные клетки.

Наличие ценоцитных клеток с синхронным делением ядер дает основание выделить их в отдельную группу. Их появление всегда приурочено к генеративным и эмбриональным меристемам высших растений и связано с процессами гаметогенеза, эмбриогенеза и эндоспермогенеза.

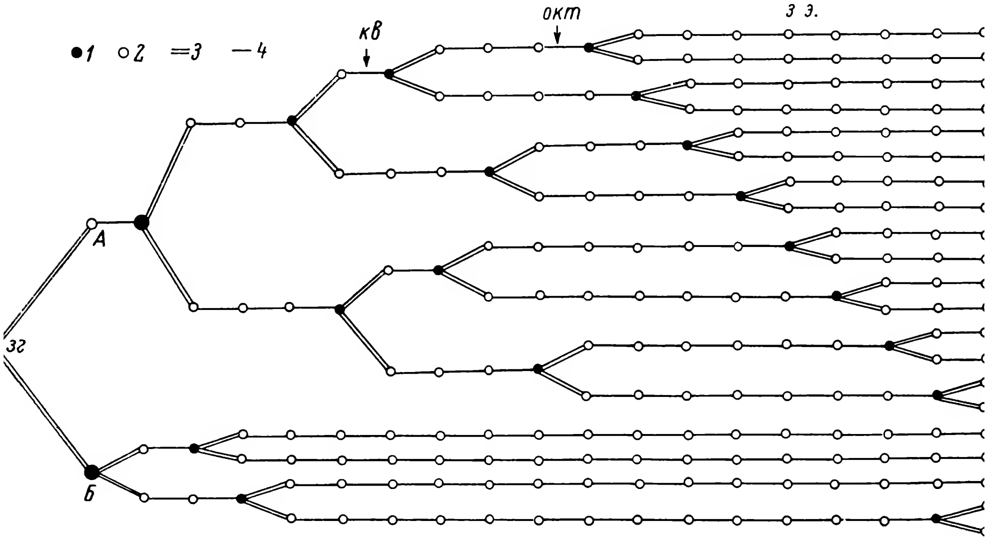


Рис. 2. Схема асинхронного типа деления клеток на примере развития зародыша и суспензора у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

1 — делящееся ядро, 2 — неделящееся ядро, 3 — деление, 4 — отсутствие деления; *А* — апикальная клетка, *Б* — базальная клетка, *зг* — зигота, *кв* — квадранты, *окт* — октанты, *з. э.* — заложение эмбриодермы.

Наряду с синхронным типом деления при формировании эмбриональных структур имеет место асинхронный тип деления, который является более распространенным. В этом случае меристематическая клетка — меристемоцит — после первого деления образует две дочерние клетки. Однако они не являются точными копиями друг друга, несмотря на происхождение их от одной клетки. С момента образования клеточной перегородки каждая дочерняя клетка получает некоторую автономию, и при последующих делениях они ведут себя по-разному. Их деление начинается асинхронно, что сразу же создает различия в ядерных циклах и дифференциации клеток.

Асинхронный тип деления клеток можно особенно хорошо наблюдать на начальных этапах эмбриогенеза. Первые дочерние клетки зиготы — апикальная и базальная (табл. II, *2*) — различаются морфологически и функционально. Они в какой-то мере по-разному детерминированы и поляризованы, в связи с чем утратили способность к синхронизации делений. Деление апикальной и базальной клеток, т. е. двух сестринских клеток, происходит неодновременно, деление одной из них (апикальной) запаздывает, в то время как другая (базальная) заканчивает свой митотический цикл.

С первых этапов развития проэмбрио возникают различные клеточные популяции, каждая из которых характеризуется собственным типом развития и своей функциональной направленностью. Производные базальной клетки образуют один ряд клеток суспензора, а апикальная клетка — шарообразное многоклеточное тело проэмбрио.

Как указывалось выше, фаза проэмбрио завершается началом гистогенной дифференциации — обособлением периферического слоя эмбриодермы. В одной из работ М. С. Яковлева (1958) отмечено, что скорость закладки эмбриодермы характеризует прогрессивную эволюцию в пределах того или иного семейства. Чем быстрее осуществляется процесс дифференцировки основных эмбриональных структур, тем более совершенна вся организация зародыша. Лебег (Lebègue, 1952) изучал эмбриогенез у некоторых представителей крестоцветных и четко выявил различия в скорости образования эмбриодермы и гипофизарной клетки у *Cardamine pratensis* и *Draba verna*. У последней образование гипофиза происходит в третьей генерации, возникшей из базальной клетки, а у первой — в пятой генерации. То же самое наблюдается и при образовании эмбриодермы. Периклинальные деления клеток у *Draba* начинаются в более ранней клеточной генерации, чем у *Cardamine*. Совершенно очевидно, что эти признаки имеют существенное значение при установлении генетических связей в пределах семейства.

Вернемся к нашим данным по формированию зародыша у *Arabidopsis thaliana* и сопоставим их с литературными сведениями о других представителях семейства крестоцветных.

Маленькая густоплазменная апикальная клетка дает начало собственно зародышу *A. thaliana* с его своеобразными клеточными популяциями, различающимися по их онтогенезу и функциональным особенностям. Из вытянутой базальной клетки, большую часть которой занимает вакуоль, в результате дальнейших делений образуются клетки суспензора. На протяжении всего развития зародыша клетки суспензора отличаются от клеток зародыша высокой степенью вакуолизации цитоплазмы. Согласно электронномикроскопическим и цитохимическим данным Шульц и Дженсена (Schulz P., Jensen, 1969), клетки суспензора *Capsella bursa-pastoris* по сравнению с клетками ее зародыша содержат больше эндоплазматического ретикулума и диктиосом, но меньше рибосом и окрашиваются менее интенсивно на белок и нуклеиновые кислоты. Оболочка нижней клетки суспензора *C. bursa-pastoris* образует обширную сеть выростов. Эти данные подтверждают высказанное ранее Ллойдом (Lloyd, 1902) предположение, что функциональная роль суспензора не ограничивается только продвижением зародыша в развивающийся эндосперм; суспензор выполняет также функцию временного зародышевого корешка, т. е. участвует во всасывании и перемещении питательных веществ из интегументов в развивающийся зародыш.

У собственно зародыша переход к гистогенным дифференцировкам наступает при достижении им определенного критического общего числа клеток, как это наглядно показали Поллок и Дженсен (Pollock, Jensen, 1964) на примере зародышей пастушьей сумки и хлопчатника.

Зародыш *A. thaliana*, как и у некоторых других представителей семейства крестоцветных, позволяет при малом числе составляющих его клеток проследить всю последовательность клеточных делений, приводящую к последующим гистогенным дифференцировкам.

В проэмбрио *A. thaliana* переход к первой гистогенной дифференцировке наблюдается на стадии октанта. Каждая клетка октанта проэмбрио делится периклинальной стенкой, отделяя кнаружи клетку поверхностного слоя, эмбриодермы. Согласно нашим наблюдениям, обособление клеток эмбриодермы происходит неодновременно, первоначально отделяются клетки эмбриодермы в нижней половине проэмбрио, в большинстве случаев с дорзальной стороны зародышевого мешка. Здесь, вероятно, сказывается влияние внешних факторов: только два интегумента отделяют зародыш от полости стручка. Отделившиеся клетки эмбриодермы отличаются от внутренних клеток зародыша только формой и положением. Другие морфологические отличия нам не удалось подметить. Шульц и Дженсен (Schulz R., Jensen, 1968б), изучавшие зародыш *C. bursa-pastoris* на этой стадии развития, не выявили ни ультраструктурных, ни цитохимических различий между клетками эмбриодермы и внутренними клетками зародыша. Они не отмечают также различий по этим показателям между клетками верхнего и нижнего ярусов зародыша.

Следующим этапом гистогенной дифференцировки зародыша *A. thaliana* является отделение в его нижнем ярусе инициалей периблемы и плеромы; единственное различие между этими клетками — их положение в зародыше. Шульц и Дженсен (1968б) на электронномикроскопическом и цитохимическом уровнях не наблюдали различий между клетками эмбриодермы (протодермы) и теми клетками, которые формируют основную меристему и прокамбиальную систему зародыша. Согласно их данным, только с обособления семядолей в зародыше *C. bursa-pastoris* клетки прокамбия и основной меристемы становятся более вакуолизированными по сравнению с клетками эмбриодермы, что является показателем высокого митотического индекса последней ткани.

Время обособления в зародыше *A. thaliana* инициалей периблемы и плеромы совпадает с отделением суспензором гипофизарной клетки, в результате последующих делений которой формируется корневой апекс. Гипофизарная клетка по характеру вакуолизации цитоплазмы, по ее ультрастуктурным и гистохимическим характеристикам сходна с клетками суспензора (Schulz P., Jensen, 1969).

Начало образования семядолей у зародыша *A. thaliana* связано с многочисленными клеточными делениями на противоположных концах периферической зоны верхнего яруса шаровидного зародыша.

А. С. Фаминцин (1879), исследуя зародыш *C. bursa-pastoris*, высказал предположение, что эмбриодерма и ряды клеток периблемы гипокотильной части зародыша переходят в образующиеся семядоли. Нолль (Noll, 1935) на примере *Biophytum* четко показал, что верхние клетки эмбриодермы и периблемы нижнего яруса зародыша участвуют в формировании семядолей. Если в гипокотильной части зародыша *A. thaliana* дифференциация на клетки периблемы и плеромы происходит рано, то в семядольной части зародыша этот процесс происходит позже. Нолль (1935) подробно проследил заложение инициалей плеромы и периблемы в этой части зародыша на примере *Biophytum*.

Между развивающимися семядолями зародыша *A. thaliana* едва намечается почечка, представленная небольшим числом клеток, являющихся инициалями будущего эпикотиля; в формировании его принимают участие только клетки верхнего яруса зародыша.

Заключение

В основе эмбриогенеза и эндоспермогенеза *Arabidopsis thaliana* лежат два типа клеточных делений: синхронный и асинхронный. Синхронный тип делений ядер свойствен развивающемуся эндосперму, имеющему на ранних этапах своего развития свободноядерную ценоцитную структуру. Асинхронный тип деления клеток характерен для формирующегося зародыша. Первое деление зиготы, клетки с четко выраженной полярностью, дает начало двум дочерним клеткам, которые различны морфологически и функционально. Апикальная клетка образует собственно зародыш, а базальная — суспензор, выполняющий роль зародышевого корешка. Первой делится базальная клетка. Из апикальной клетки в результате асинхронных делений формируется шаровидное 8-клеточное тело проэмбрио. Первой гистогенной дифференцировкой в проэмбрио является обособление периферического слоя эмбриодермы, что характеризует переход от проэмбриональной фазы развития зародыша к эмбриональной. Следующим этапом формирования зародыша является отделение клеток периблемы и плеромы.

В результате увеличения числа делений на противоположных концах периферической зоны верхнего яруса шаровидного зародыша закладываются семядоли; в дальнейшем в их формировании принимают участие и периферические слои клеток нижнего яруса. Гипофизарная клетка суспензора дает начало инициалям корня и чехлика.

В зрелом зародыше *A. thaliana* точка роста эпикотиля слабо выражена и представлена небольшим числом клеток его верхнего яруса.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н. (1958). О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений. Пробл. бот., III. — (Герасимова-Навашина Е. Н.) Gerasimova-Navashina H. N. (1960). A contribution to the cytology of fertilization in flowering plants. Nucleus, 3, 1. — Петрова Т. Ф. (1968а). Порядок митотических делений в эндосперме. Рефераты докладов Всес. межвуз. конф. по морфологии растений. М. — Петрова Т. Ф. (1968б). Цитоэмбриологические исследования *Lilioideae*. Автореф. канд. дисс. — Родионова Г. Б. (1967а). Сравнительно-эмбриологическое исследование семейства крестоцветных (*Cruciferae* Juss.). Автореф. канд. дисс. — Родионова Г. Б. (1967б). Оплодотворение у *Hesperis steveniana* DC. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 12. — (Фаминцын А.) Famintzin A. (1879). Embryologische Studien. Mém. Acad. Sci. St.-Pétersb., sér. 7, 26, 10. — Яковлев М. С. (1958). Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосеменных. Пробл. бот., III. — Яковлев М. С. (1965). Ценоцитные структуры. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — Яковлев М. С. (1972). Зародыш. Больш. Сов. энцикл., 9 : 370. — Яковлев М. С. (1974). Гаметогенез, зародышевый мешок и пыльцевое зерно (к проблеме происхождения *Angiospermae*). Бот. ж., 59, 12. — Guignard L. (1902). La double fécondation chez les Crucifères. J. Bot., 16, 11. — Hanstein J. (1870). Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. Bot. Abhandl., 1, 1. — Johansen D. A. (1950). Plant embryology. — Lebègue A. (1952). Recherches embryogéniques sur quelques Dicotylédones Dialypétales. Ann. Sci. Nat. Bot., sér. II, XIII. — Lloyd F. E. (1902). The comparative morphology of the *Rubiaceae*. Mem. Torrey Bot. Club, 8 : 1—112. — Noll W. (1935). Embryonalentwicklung von *Biophytum Dendroides* DC. Planta, 24, 4. — Pollock E. G., W. A. Jensen. (1964). Cell development during early embryogenesis in *Capsella* and *Gossypium*. Amer. J. Bot., 51, 9. — Schnarf R. (1929). Embryologie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie, Abt. 2,2. — Schulz P., W. A. Jensen. (1969). *Capsella* embryogenesis: the suspensor and basal cell. Protoplasma, 67, 2—3. — Schulz R., W. A. Jensen. (1968a). *Capsella* embryogenesis: the egg, zygote and young embryo. Amer. J. Bot., 55, 5. — Schulz R., W. A. Jensen. (1968б). *Capsella* embryogenesis: the early embryo. J. Ultrastructure Research, 22, 5—6. — Souèges R. (1914a). Nouvelles recherches sur le développement de l'embryon chez les Crucifères. Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 9, 19. — Souèges R. (1914б). Nouvelles observations sur l'embryogénie des Crucifères. Compt. Rend. Acad. Sci., 158 : 1356—1359. — Souèges R. (1939). Embryogénie et classification. X Actualités scientifiques et industrielles. — Vandendries R. (1909). Contribution à l'étude du développement des Crucifères. I. Cellule, 25, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 VI 1975.

SUMMARY

The process of fertilization in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. is of premitotic type. During the formation of embryo and endosperm cellular divisions of two types were observed: synchronous and asynchronous. On the basis of the latter the process of hystogenic differentiations in the embryo goes on. The phases of embryogenesis — the proembryo and the embryo stages — are clearly distinguished; the initiations of fundamental organs of the embryo and the sequence of their development have been determined.

УДК 581.46 : 582.635.1

И. А. Грудзинская, В. В. Черник

ПЕРИГИННАЯ ТРУБКА («ГИПАНТИЙ») И СОЧЛЕНЕННАЯ ЦВЕТОНОЖКА У *ULMUS*

I. A. GRUDZINSKAYA, V. V. CHERNIK. PERIGYNOUS TUBE («HYPANTHIUM») AND ARTICULATE PEDICEL IN *ULMUS*

Цветочная трубка имеется у большинства видов *Ulmus*. Она образуется в процессе развития цветка благодаря срастанию тканей околоцветника с основаниями тычиночных нитей. Анализ терминологии аналогичных образований показал, что цветочную трубку *Ulmus* целесообразно называть «перигинной трубкой» и отказаться от термина «гипантий».

Сочлененная цветоножка *Ulmus* возникает в результате образования на цветоножке перетяжки («сочленения»), определяющей место последующего опадения плода. Перетяжка появляется на ранней стадии органогенеза цветка. В сформированных цветках типовой секции *Ulmus* сочлененная цветоножка, как правило, не выражена, так как части цветоножки, разделенные перетяжкой, различаются морфологически: нижняя часть ее — это типичная цветоножка, а верхняя — постепенно сливается с цветком и неотличима от его основания. В цветках остальных секций *Ulmus* сочлененная цветоножка резко выражена. Части, разделенные перетяжкой, морфологически сходны, хотя различаются функционально и по темпам роста. Нижняя часть несет функцию цветоножки — это собственно цветоножка, верхняя часть — ложная цветоножка, она не отделена от цветка и растет с той же скоростью, что и цветок.

Признаки цветков видов *Ulmus*, в частности строение их околоцветника и цветоножки, использовались в работах старых авторов (Planchon, 1873; Schneider, 1916) как важные диагностические признаки в классификационных построениях рода. Однако небольшие размеры цветков (2—5 мм), цветение ранней весной до появления листьев и короткий период цветения затрудняют их изучение и использование в диагностических целях. Вероятно, в связи с этим почти нет новых данных об особенностях строения цветков *Ulmus*, сведения же, имеющиеся в работах Эйхлера (Eichler, 1878), Бехтеля (Bechtel, 1921) и ряда других исследователей, недостаточны.

В современных работах многие признаки околоцветника и цветоножки *Ulmus* не используются в качестве диагностических. Об этом приходится только сожалеть, особенно если принять во внимание полиморфизм большинства вегетативных признаков и их небольшое диагностическое значение у *Ulmus* по сравнению с признаками цветка.

Материал и методика исследования

Наши исследования проводились на цветках живых растений из Ботанического сада АН СССР в Ленинграде и Главного ботанического сада АН СССР в Москве, а также на гербарном материале.

Цветки на разных стадиях развития мы фиксировали в формоло-уксусном растворе с последующей обработкой по общепринятой цитологической методике для получения постоянных препаратов. Микрофотографии изготовляли с помощью микроскопа МБИ-11 и микрофотонасадки к микроскопу «Nf» Цейса. Фотографировались срезы 7—10 мкм толщины, окращенные по методу Е. С. Аксенова (1967) и Бенеша (Beneš, 1968). Рисунки цветков сделаны при помощи рисовального аппарата РА-4.

Основными объектами исследования были цветки *Ulmus laevis*, *U. glabra*, *U. pumila* и *U. campestris* на разных стадиях развития: 1) зачатки цветков в фазе завершения формообразовательных процессов (взяты из почек в августе 1972 г.); 2) цветки перед началом цветения (из набухших почек в мае 1973 г.); 3) полностью развившиеся цветки в фазе цветения (май 1973 г.).

По остальным видам *Ulmus* мы не имели живого материала и изучали их цветки на предварительно размоченных гербарных образцах.

Результаты исследования

Для видов *Ulmus* характерны обоеполые цветки 2—5 мм длины; простой околоцветник, чашечковидный, лопастной, ширококолокольчатый или более узкий, бокаловидный. Число тычинок варьирует от 4 до 9, они супротивны лопастям околоцветника и обычно равны им по числу. Пыльник четырехгнездный, экстрорзный; нити тычинок в почках прямые, прикреплены к связнику с адаксиальной стороны цветка. Гинецей синкарпный псевдомономерный, с центрально-угловой плацентацией, заканчивается двумя стилодиями, несущими по внутреннему краю рыльцевые поверхности. Завязь верхняя, сидячая, одногнездная, семяпочка одна, висячая, анатропная. Эта характеристика цветка подходит для всех известных нам видов *Ulmus*.

Основные различия цветков у разных видов в пределах рода проявляются в неодинаковом числе тычинок и лопастей околоцветника, в различной форме околоцветника, в степени его расчлененности и, следовательно, в неодинаково выраженной перигинной трубке, в наличии (или отсутствии) сочлененной цветоножки и в соотношении размеров ее частей.

Перигинная трубка

Образование трубки у *Ulmus* лучше всего проследить в процессе органогенеза цветка.

Формирование цветка у *Ulmus* начинается в мае—июне, в год, предшествующий цветению, с появления на слабовыпуклом цветоложе меристематических бугорков трех типов: самый большой бугорок, центральный — зачаток гинецея; окружающие его более мелкие бугорки — зачатки тычинок (андроцея); их окружают плоские краевые выросты — зачатки долей (лопастей) околоцветника. В конце лета на слабовогнутом цветоложе уже отчетливо видны завязь и пыльники, их окружают доли раздельнолистного околоцветника (рис. 1). Уже на этой стадии у *U. laevis* значительно более четко, чем у других видов, заметна асимметричность цветка: задние доли околоцветника значительно крупнее передних и боковых. Цветок несколько согнут (рис. 1 и 2, см. вклейку), и в основании передней, самой короткой лопасти околоцветника нередко отчетливо заметен выступ, напоминающий шпорец. Если допустить вторичность анемофилии у *Ulmus*, то можно предположить, что это редуцированный нектарник. У исследованных нами видов — *U. glabra* (рис. 3, *1*, см. вклейку), *U. campestris*, *U. pumila* и *U. parvifolia* — нет такой структуры, и цветок более правильный.

В процессе эволюции цветка *Ulmus*, вероятно, произошло срастание околоцветника и оснований тычиночных нитей, поэтому при развитии цветка возникает характерное трубковидное образование, хорошо заметное на продольных и поперечных срезах формирующихся и сформированных цветков (рис. 2, *3—5*, *8*; рис. 3, *2*, *3*, *7—9*, см. вклейку).

На поздних стадиях развития цветка, особенно у *U. glabra* в связи с наличием слоев слизистых клеток (рис. 3, *6*) и подсыханием слизей (Черник, 1975), эпидермальный и субэпидермальный слои трубки нередко отделяются от ее внутренней части. При этом создается ложное впечатление отсутствия срастания наружных тканей околоцветника с расположенной ко внутри от них трубкой (Грудзинская, 1967).

Степень развития трубки в цветках *Ulmus*, как и следовало ожидать, находится в обратной зависимости от степени расчленения околоцветника. В расчлененных почти до основания околоцветниках она или полностью редуцируется (*U. crassifolia*) или преобразуется в диск (*U. parvifolia*).

Из близких к *Ulmus* родов аналогичная трубка развита только у *Hemiptelea*, у остальных родов сем. *Ulmaceae* (*Zelkova*, *Planera*, *Phyllostylon*, *Holoptelea*) она прослеживается только на ранних стадиях развития цветка, а в сформированных цветках ее нет или она очень слабо выражена.

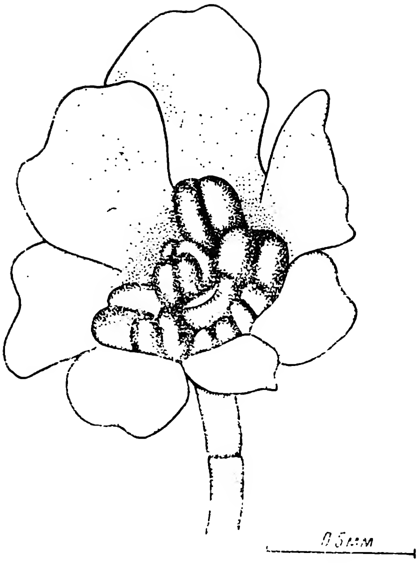


Рис. 1. Цветок *Ulmus laevis* Pall. (стадия генеративной почки).

Несколько слов по поводу названия рассматриваемого трубковидного образования. Байон (Baillon, 1880) при характеристике рода *Ulmus* назвал это образование чашей цветоложа (receptacular cup), «немного перигинной». Бехтель (1921) на основании анатомических исследований показал, что у *Ulmus* цветоложе ограничивается только ножкой цветка и что «чаша» возникает в результате срастания околоцветника с тычинками. Как видно из сказанного выше, наши исследования подтвердили мнение Бехтеля. Впоследствии рассматриваемую трубку стали называть «гипантием» (Lawrence, 1951; Грудзинская, 1967). Однако в настоящее время различное толкование термина «гипантий» затрудняет его сколь-либо однозначное использование. Многие исследователи понимают под гипантием образование типа чаши, возникшее в результате разрастания цветоложа («чаша цветоложа»). Гипантию в таком понимании противопоставляется «цветочная трубка» как структура, возникшая в результате конгенитального срастания чашечки, венчика и тычинок (Jackson, 1934; Тахтаджян, 1964; Комар, 1972). В противоположность этому Бенсон (Benson, 1957) термин «цветочная чаша» (floral cup) употребляет как общее понятие для обоих рассматриваемых типов структур, и в пределах цветочной чаши в зависимости от ее происхождения он выделяет гипантий (чаша цветоложа) и «трубку чашечки» (цветочная трубка вышеупомянутых авторов). Характерно, что термин «calix tube» Бенсон вынужден ставить в кавычки, чтобы хоть как-то отграничить его от называемой также сростнолистной части чашечки.

Введенное Бенсоном соподчинение понятий нельзя не принять. Оно позволяет дать название «цветочная чаша» сложной структуре цветка без предварительного анализа ее происхождения. Это очень удобно, особенно если учесть, как трудно (а иногда и невозможно) определить, из тканей каких органов она состоит. Вместе с тем знание происхождения подобных структур позволяет классифицировать их более детально — или как гипантий, или как «calix tube» («чашечковая трубка»).

Однако использование термина «чашечковая трубка» или «трубка чашечки» в указанном смысле нежелательно, поскольку он уже использован в морфологии для обозначения сростнолистной части обычной чашечки.

Имс (1964), считая гипантий термином, морфологически неопределенным, обозначает им гипантий в узком смысле (чаша цветоложа) и цветочную трубку в понимании других авторов и «calix tube» по Бенсону. Недавно Лейнс с сотрудниками дали новое, более четкое определение гипантия (Leins и др., 1972). Эти авторы предложили называть гипантием интеркалярно возникшую трубковидную, чашевидную или блюдцевидную структуру, от которой отходят члены околоцветника, андроцея и гинецея или только околоцветника и андроцея. Это общее понятие гипантий (соответствующее «цветочной чаше» по Бенсону) они подразделяют на гинециальный гипантий, если рассматриваемая структура возникает под околоцветником, андроцеем и гинецеем (гипантий в узком смысле, согласно взглядам других авторов), и на перигинный гипантий, если трубка формируется только под околоцветником и андроцеем (цветочная трубка в понимании других авторов, «calix tube» по Бенсону).

Введение нового термина «перигинный гипантий» нам не кажется удачным. Названная так чашевидная структура образована частями цветка и возникает «не под цветком», поэтому применение к ней термина «гипантий» не оправдано (Jackson, 1934; Замятнин, 1951; Тахтаджян, 1964, и др.). Сочетание же слов «перигинный гипантий» («околопестичное подцветие») дает еще больше оснований для критики.

Заканчивая анализ предложенных понятий и терминов, нельзя не отметить близость классификации Бенсона к классификации Лейнса, Мерксмюллера и Саттлера. Основываясь на этих классификациях, определениях и терминологии, мы предлагаем сохранить термин «цветочная трубка» (чаша) в качестве общего названия для рассматриваемых структур, независимо от их происхождения. Если известно, что цветочная чаша (трубка) образована тканью цветоложа, ее следует называть гипантием, если же она возникает за счет частей околоцветника и андроцея, мы называем ее перигинной трубкой.

Таким образом, цветочная трубка *Ulmus* по терминологии Имса — это гипантий, по Бенсону — «трубка чашечки», по Лейнсу, Мерксмюллеру и Саттлеру — перигинный гипантий, в нашем понимании — это перигинная трубка.

Сочлененная цветоножка

Монограф рода *Ulmus* Шнайдер придавал большое диагностическое значение так называемой сочлененной цветоножке, используя ее признаки при выделении секций и серий (Schneider, 1916).

Встречающийся в литературе термин «сочлененная цветоножка» довольно неопределенный, поскольку происхождение «сочлененности» бывает разным. Нередко такие цветоножки возникают в результате сочленения собственно цветоножки с осью редуцированного парциального соцветия, несущей лишь один цветок. В этом случае сочлененная цветоножка — соединение цветоносных осей разных порядков.

Сочленение на цветоножке иногда трактуется как остаток листового следа — рубец от когда-то существовавшего листа (Тахтаджян, 1964).

Чаще «сочленение» возникает в процессе развития цветоножки вслед за формированием органов цветка и определяет место образования отделительного слоя. Впоследствии расположенная выше сочленения часть цветоножки опадает вместе с плодом, а нижняя остается на растении и засыхает. Цветоножки такого типа свойственны и цветкам представителей рода *Ulmus*.[1]

В пределах рода *Ulmus* можно более или менее четко выделить два типа цветков.

1. Цветок широкий, чашевидно-колокольчатый, резко переходящий в цветоножку. Глубина расчленения его околоцветника варьирует от $^1/_3$ (секции *Blepharocarpus*, *Chaetoptelea*) до основания (секции *Microptelea*, *Trichoptelea*, *Anisoptelea*); в последней группе доли околоцветника резко различаются по форме — от широких коротких у *Microptelea* (4—5-лопастной околоцветник) до узких, более длинных у *Trichoptelea* и *Anisoptelea* (6—8-лопастной околоцветник).

---

[1] Эпитет «сочлененная» применяется к цветоножкам такого типа условно, так как в процессе их развития происходит разделение (расчленение) единой структуры — цветоножки, а не сочленение разных структур. Однако мы считаем возможным сохранить термин «сочлененная цветоножка» в связи с тем, что он давно используется в таксономических работах.

2. Цветок бокаловидный, более узкий, постепенно переходящий в цветоножку; асимметричность выражена значительно менее резко. Цветки такой формы имеет самая крупная, типовая секция рода. Околоцветник в этом типе разделен на лопасти не более чем на $^1/_3$ длины.

Число лопастей околоцветника варьирует в обоих типах цветков в пределах 4, 4—5, 5—7, 6—9 и наиболее изменчиво у видов секции *Blepharocarpus* — 5—9.

У видов с цветком 1-го типа (*U. laevis*, *U. parvifolia*, *U. lancifolia* и др.) сочлененность цветоножки хорошо заметна; околоцветник более или менее резко отграничен от верхней части цветоножки, обе части цветоножки одинаковы или близки по строению. Гораздо сложнее определить сочлененность цветоножки, а также границу околоцветника и цветоножки у видов, имеющих цветки 2-го типа (*U. glabra*, *U. campestris*, *U. pumila* и др.); только изучение развития цветка позволяет выяснить это. Начнем анализ органогенеза с зачатков цветков в конце их формирования в почках (за год до цветения).

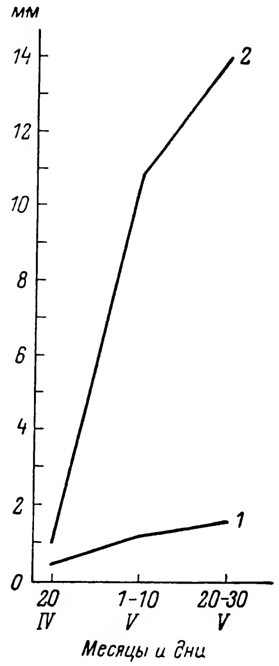


Рис. 4. Динамика роста верхней (*1*) и нижней (*2*) частей цветоножки у *Ulmus laevis* Pall.

По оси абсцисс — сроки измерений, *по оси ординат* — длина (средние значения из 20 измерений).

В генеративных почках *U. glabra* в августе, когда органы цветка уже заложены (длина цветка около 1 мм), на цветоножке появляется еле заметная окольцовывающая ее перетяжка — это и есть начало формирования «сочленения» (рис. 3, *1*). У *U. laevis* перетяжка более или менее отчетливо видна лишь осенью (рис. 2, *2*). В цветках обоих видов (представляющих оба типа) в начальных стадиях развития перетяжки строение цветоножки по обе стороны от нее примерно одинаковое. У *U. laevis* (1-й тип цветка) части цветоножки, разделенные перетяжкой, почти не различаются по анатомическому строению (рис. 2, *6*, *7*) и у полностью сформированных цветков.[2] Однако у этого вида проявляются резкие различия в скорости роста верхней и нижней частей цветоножки. Перед цветением и во время его, в течение двух-трех декад, длина нижней части цветоножки увеличивается в 10—20 раз, а ее верхней части, как и околоцветника, — только в 2—4 раза (рис. 4). Эта несоразмерность развития позволяет высказать следующее предположение. Хотя у *U. laevis* нет существенных различий в строении нижней и верхней частей цветоножки, эти части различаются функционально, так как «вынос» цветка наверх для эффективного опыления (т. е. осуществление функции цветоножки) происходит за счет усиленного роста ее нижней части. Верхняя часть цветоножки по темпу развития и размерам близка к цветку. Эту структуру, имеющую черты цветоножки и оси цветка, обычно называют ложной цветоножкой.

Несколько иначе развивается цветоножка у *U. glabra* (2-й тип цветка).

На продольных срезах цветков, находящихся еще в почках, эпидермальные клетки, расположенные ниже перетяжки, более мелкие, узкие и вытянуты в радиальном направлении. Вверх от перетяжки клетки эпидермиса постепенно все более вытягиваются вдоль оси цветка; их размеры в радиальном направлении не изменяются (толщина эпидермального слоя по обе стороны от перетяжки одинакова и равна в среднем 1.1 мкм). Различия, хотя и очень небольшие, видны и у паренхимных клеток (на поперечных срезах): ниже перетяжки они однородны (около 1.6 мкм), а выше ее более изменчивы (0.99—3.0 мкм).

---

[2] У *Ulmus laevis* клетки в пределах верхней части цветоножки неодинаковы по форме, что обусловлено зигоморфностью цветка и связанной с ней изогнутостью цветоножки. На выпуклой (верхней) стороне цветоножки клетки паренхимы сильно вытянуты, на вогнутой (нижней) — округлые.

Паренхимные клетки самой перетяжки не отличаются от остальных клеток паренхимы, а ее эпидермальные клетки несколько мельче.

В полностью сформированных цветках *U. glabra* в период цветения (в мае) анатомические различия между частями цветоножки более значительны (рис. 3, *3*, *5*, *6*).

В радиальном направлении нижняя часть цветоножки имеет 5—9 рядов паренхимных клеток; размеры их около 3 мкм (на поперечных срезах). Субэпидермальный слой резко отграничен от остальных. Эпидермис состоит из мелких клеток, более или менее плотно прилегающих к глубже расположенным слоям; «волнистая» поверхность эпидермиса появляется обычно лишь вверху у перетяжки.

Верхняя часть цветоножки в радиальном направлении состоит из 6—12 рядов клеток, размеры их около 4—4.5 мкм. Субэпидермальный слой примыкает к эпидермису, но отделен от остальной паренхимы слоем слизесодержащих клеток. Эпидермис и субэпидермальный слой рыхло соединены с внутренней паренхимой и образуют волнистую поверхность или складки. Длина клеток эпидермиса верхней части цветоножки увеличивается снизу вверх от 0.9—1.2 до 2 мкм (как это видно на продольных срезах).

Размеры паренхимных клеток в зоне перетяжки у сформировавшихся цветков примерно такие же, какими они были в почках (1.2—2 мкм). Это позволяет предположить, что резкое обособление перетяжки (рис. 3, *4*) связано с замедлением роста клеток в этой области.

В процессе развития цветка четко видны различия в морфологических изменениях в разных частях цветоножки. Нижняя часть ее существенно не изменяется, сохраняя характерное для цветоножки строение. Верхняя часть, напротив, в процессе развития становится все более похожей на основание цветка. Она расширяется кверху за счет увеличения числа слоев клеток паренхимы и интенсивного развития слизесодержащих клеток. Переход от верхней части цветоножки к околоцветнику становится настолько постепенным, что на живом материале их далеко не всегда можно разграничить. Верхняя часть цветоножки, сливаясь с цветком, воспринимается как его продолжение и может рассматриваться как часть удлиненной оси цветка. Особенно справедливо это по отношению к видам, у которых верхняя часть цветоножки сильно укорочена и «поглощена» околоцветником, как, например, у *U. pumila*, *U. chumila*, *U. campestris*, *U. androssowii*, *U. japonica* и др., или когда верхняя часть цветоножки почти полностью редуцирована (*U. macrocarpa*).

У цветков этих видов место сочленения цветоножки является зоной, отграничивающей ее от цветка. Собственно цветоножкой становится лишь ее нижний (по происхождению) участок.

Более сложно определить границу цветка у видов с сильно удлиненной верхней частью цветоножки (ее длина у *U. wallichiana* и некоторых плакучих форм *U. glabra* var. *pendula* в 4—5 раз больше, чем длина околоцветника или нижней части цветоножки). В этом случае цветоножка также постепенно переходит в цветок, но значительная протяженность ее узкой части дает повод одним авторам считать ее частью цветоножки, другим — трубкой цветка. По-видимому, здесь следует подчеркнуть переходный характер верхней части цветоножки, несущей больше признаков цветоножки, чем основания цветка.

Таким образом, у видов с цветком 1-го типа сочлененность цветоножки вполне очевидна; в этом случае сочленены две морфологически сходные, но функционально различные части: цветоножка и ложная цветоножка; для видов же с цветками 2-го типа понятие сочлененной цветоножки следует признать значительно более условным. У них возможны два варианта: 1) сочленены морфологически различающиеся части, нижняя часть — по форме и строению — типичная цветоножка, верхняя — по своему строению представляет ту или иную стадию перехода от цветоножки к цветку;

2) сочлененной цветоножки нет вследствие укорочения или редукции ее верхней части.

В результате анатомо-морфологического исследования цветков видов *Ulmus* в процессе их развития мы установили следующее.

1. Цветки видов *Ulmus* перигинные. Цветочная трубка имеется у большинства видов и формируется в процессе развития цветка благодаря срастанию (конгенитальному?) тканей околоцветника с основаниями тычиночных нитей. Анализ литературы в отношении терминологии аналогичных структур позволил назвать цветочную трубку *Ulmus* перигинной трубкой и отказаться от применения к ней термина «гипантий».

2. Формирование «сочленения» на цветоножке у видов *Ulmus* начинается вслед за заложением органов цветка с появления перетяжки, определяющей место последующего опадения плода.

В цветках секций *Blepharocarpus*, *Microptelea*, *Chaetoptelea*, *Anisoptelea* сочлененная цветоножка резко выражена; части ее, разделенные перетяжкой, морфологически сходны, но различаются функционально и по скорости роста. Нижняя часть выполняет функцию цветоножки — это собственно цветоножка; верхняя часть — ложная цветоножка, она не отделена от цветка и растет с той же скоростью, что и цветок. В цветках типовой секции *Ulmus* части цветоножки, разделенные перетяжкой, различаются морфологически: нижняя часть — типичная цветоножка, верхняя — постепенно сливается с цветком и неотличима от его основания. «Сочлененная цветоножка» в этом случае не выражена, исключением являются только виды с сильно удлиненной верхней частью цветоножки (*U. wallichiana* и др.).

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 11. — Грудзинская И. А. (1967). *Ulmaceae* и обоснование выделения *Celtidoideae* в самостоятельное семейство *Celtidaceae* Link. Бот. ж., 52, 12. — Замятнин Б. Н. (1951). О нижней завязи осевого происхождения. Бот. ж., 36, 1. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Комар Г. А. (1972). О природе нижней завязи. Бот. ж., 57, 4. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Черник В. В. (1975). О слизесодержащих клетках цветков *Ulmus glabra* Huds. и *Ulmus laevis* Pall. Растит. ресурсы, 11, 2. — Baillon H. (1880). The natural history of plants, 6. — Bechtel A. R. (1921). The floral anatomy of the *Urticales*. Amer. J. Bot., 8 : 386—410. — Beneŝ K. (1968). On the stainability of plant cell walls with alcian blue. Biol. plantarum, 10, 5. — Benson L. (1957). Plant classification. — Eichler A. W. (1878). Blütendiagramme, 2. — Jackson G. E. (1934). The morphology of the flowers of *Rosa* and certain closely related genera. Amer. J. Bot., 21, 8. — Lawrence G. H. M. (1951). Taxonomy of vascular plants. — Leins P. H., H. Merxmüller, R. Sattler. (1972). Zur Terminologie interkalaren Becherbildungen in Blüten. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 85, 7. — Planchon J. E. (1873). *Ulmaceae*. In: De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, 17. — Schneider C. (1916). Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Ulmus*. Österreich Bot. Zeitschr., 66.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 V 1975.

SUMMARY

The floral tube in *Ulmus* is a perigynous tube and not a hypanthium, and is formed due to coalescence of perianth tissues and the bases of staminal filaments. The articulated pedicel in *Ulmus* is formed as the result of a constriction — «articulation» on the pedicel, which determins the place of the future fall off of the fruit. The constriction is formed on an early stage of flower organogenesis in all species of *Ulmus*. In flowers well formed the articulate pedicel is clearly seen in all the section of the genus except the typical one. The parts of the pedicel separated by the constriction are morphologically alike, but differ functionaly and in the rates of growth. The lower part is the pedicel proper, while the upper part is a false pedicel; it is not separated from the flower and grows at the same rate.

УДК 576.1 : 581.9 (51)

В. И. Грубов

ВОСТОЧНОАЗИАТСКИЕ ДЕРИВАТЫ ВО ФЛОРЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

V. I. GRUBOV. EAST-ASIATIC DERIVATIVES IN THE FLORA OF CENTRAL ASIA

На основе таксономического и географического анализа ряда типично восточноазиатских родов (*Codonopsis* Wall., *Incarvillea* Juss., *Caryopteris* Bunge, *Scopolia* Jacq., *Mandragora* L.), а также эндемичного центральноазиатского рода *Przewalskia* Maxim. в сопоставлении с палеогеографическими данными делается вывод о незначительной роли теплоумеренной мезофильной восточноазиатской флоры в формировании флоры Центральной Азии.

Вопрос об участии восточноазиатских элементов в сложении флоры Центральной Азии («монгольской флоры») рассматривался В. Л. Комаровым (1908, 1909) в его знаменитой работе «Введение к флорам Китая и Монголии» и был сформулирован им так: «Роль китайской горной страны (так называемого центрального Китая) в выработке флор Азиатского материка». Этот вопрос (равно как и противоположный — участие «монгольского элемента» во флоре Китая) Комаров пытался разрешить путем монографической обработки и последующего ботанико-географического анализа распространения небольших, но характерных для флор Китая и Монголии родов. Из пяти избранных им для этого родов три — *Clematoclethra* (Franch.) Maxim., *Codonopsis* Wall. и *Epimedium* L. — свойственны восточноазиатской теплоумеренной мезофильной флоре и два — *Nitraria* L. и *Caragana* Lam. — характерны для аридной флоры Центральной Азии. Анализа двух последних родов мы здесь касаться не будем, поскольку он относится не к интересующему нас вопросу, а к противоположному. К тому же некоторые соображения по этому поводу нами были высказаны ранее (Грубов, 1963 : 17).

Прежде чем перейти к рассмотрению поставленного вопроса, надо сказать, что важным моментом при выяснении взаимопроникновения соседних флор является установление определенного разграничительного рубежа между ними, чего Комаровым сделано не было. Приблизительное представление о том, как он территориально разграничивал флоры Китая и Монголии, можно составить лишь из его предварительной схемы разделения этих стран на «флористические области». В дальнейших рассуждениях мы будем принимать за рубеж между флорами Восточной Азии и Центральной Азии линию, проходящую от верховьев Аргуни с северо-востока на юго-запад по западному склону Б. Хингана (по нижней границе леса), далее по Великой китайской стене до западной излучины Хуанхэ и затем по этой реке до г. Цзяньчжа в пров. Ганьсу, далее по западной границе Лёссового плато к восточной оконечности хребта Баин-Хара-Ула и по восточной окраине Тибетского плато на западный уступ границы Китая с Бутаном в Гималаях (Грубов, 1963). Эта разграничительная линия между двумя различными флорами в основном совпадает с линией резкой смены основных климатических показателей.

Из трех китайских родов, проанализированных Комаровым, два — *Clematoclethra* из сем. *Dilleniaceae* и *Epimedium* из сем. *Berberidaceae* —

не имеют своих представителей в Центральной Азии. Первый из них чисто эндемичный китайский род, а второй, с более обширным ареалом, в своем распространении как бы обтекает Центральную Азию с востока и юга: ареал его протягивается из Китая на запад вдоль Гималаев в Средиземноморье, достигая Южной Европы и Северной Африки, а на север — до южной окраины нашего Приморья. Только *Codonopsis* из сем. *Campanulaceae* проникает в пределы Центральной Азии. Этот род имеет такой же подковообразный ареал, как и *Epimedium*. На север его ареал протягивается до юга Приамурья (устье Буреи, Хабаровск) и Приморья, а на запад через Гималаи — до Бухары. В Центральную Азию заходят два вида (из 23 по Комарову): один — *C. viridiflora* Maxim.— с востока, из Северо-Западного Китая в лесной пояс Нань-Шаня, другой — *C. clematidea* Clarke — с запада, из Гималаев по системам Памиро-Алая и Тянь-Шаня в Казахстан и Джунгарию. Эти виды, несмотря на сильную разобщенность их ареалов, очень близко родственны и принадлежат к одному и тому же ряду. Их ареалы связаны посредством ареала третьего, по-видимому родительского, китайско-гималайского вида. Но роль обоих этих видов в растительном мире Центральной Азии очень скромная — они ограничены в своем распространении узкой территорией лесного пояса окраинных горных систем — Нань-Шаня и Тянь-Шаня.

Почти такой же ареал имеет род *Syringa* L., изученный Комаровым ранее (1905). В Центральную Азию он заходит из Китая в лесной пояс Нань-Шаня и Алашаньского хребта.

Подковообразный ареал, подобный таковому рода *Epimedium*, оказался также у *Meconopsis* Vig. из сем. *Papaveraceae*, но виды этого рода уже представлены в альпийской флоре восточной окраины Тибета. Монографическая обработка рода *Meconopsis* была выполнена Прейном (Prain, 1906) незадолго до публикации Комаровым своего «Введения» и учтена им.

С тех пор появились новые монографии ряда других восточноазиатских родов, и это дает возможность пересмотреть вопрос о «китайско-монгольских» флористических связях на более обширном материале. Рассмотрим несколько таких родов, представленных во флоре Центральной Азии. В 1961 г. вышла в свет монография очень интересного рода *Incarvillea* Juss. из пантропического сем. *Bignoniaceae* (Griersson, 1961). Ареал *Incarvillea* очень похож по конфигурации на ареал *Codonopsis*, но из 17 видов этого рода семь представлены в Центральной Азии и два из них являются для нее эндемичными. Притом если все остальные виды заходят из горного Юго-Западного Китая (Сычуань, Юньнань), где сосредоточено видовое многообразие рода, лишь в лесной и альпийский пояса восточной окраины Тибетского плато, то оба эндемика входят в состав настоящей пустынной и пустынно-степной флоры. Один из них — *I. potaninii* Batal. — мелкое (до 15 см выс.) растение с темно-зелеными жестковатыми перисто-рассеченными листьями и крупными яркими малиново-красными цветками — встречается на очень небольшом пространстве в центральной части Монголии [1] по днищам крупных сайров (временных русел) и в распадках мелкосопочников обычно на скоплениях гумуса. Это очень редкое растение, и выглядит чуждым, не свойственным обстановке голых скал, камней галечника и песка пустыни, где оно произрастает. Такое же впечатление производит и другой эндемик — *I. semiretschenskia* (B. Fedtsch.) Grierss. Это также очень редкое растение, встречающееся только в пустынных Чу-Илийских горах в Восточном Казахстане. Оно было описано в качестве особого монотипного рода *Niedzwedzkia* B. Fedtsch., долгое время казалось загадочным и вызывало споры относительно своей семейственной принадлежности. Как нам кажется, Грирсон правильно подчинил его на правах особого подрода роду *Incarvillea*, наравне с тремя другими подродами, объединяющими остальные 16 видов. Пожалуй, более оправданным для этих внутриродовых подразделений был бы, однако, ранг секций.

---

[1] Здесь имеется в виду Монголия в целом, включающая территорию МНР и Внутреннюю Монголию (КНР).

Наиболее западное положение в общем ареале рода занимает *I. olgae* Regel — вид, широко распространенный в горах Афганистана и Таджикистана. В противоположность двум центральноазиатским видам — это преуспевающий, полурудеральный вид, селящийся на свободных грунтах — на береговых галечниках, обрывах и осыпях, по откосам насыпей и обочинам дорог в среднем поясе гор. Крайний северный участок подковообразного ареала рода занимает другой широкораспространенный степной полурудеральный вид — *I. sinensis* Lam. Он распространен в Северном и Северо-Западном Китае и Дунбэе, достигает юга нашего Приморья и заходит по горам в восточный Цинхай. Из горного Юго-Западного Китая в Цинхай проникает еще *I. variabilis* Batal. Все четыре упомянутые вида: *I. olgae*, *I. potaninii*, *I. sinensis* и *I. yariabilis* — родственны и составляют типовой подрод (секцию) *Incarvillea*, причем монгольский вид — *I. potaninii* — наиболее близок к *I. sinensis*. Наибольшее число видов рода сосредоточено в Юго-Западном Китае, где представлены все подроды (секции), кроме монотипного *Niedzwedzkia*, причем наиболее крупный подрод — *Pteroscleris* (10 видов) — полностью. Из этого подрода три вида — *I. compacta* Maxim., *I. younghusbandii* Sprage и *I. longiracemosa* Sprage — проникают в Юго-Восточный Тибет, а первый из упомянутых также и в Цинхай. Но все это горно-лесные и альпийские виды.

Наибольшее проникновение в глубь территории Центральной Азии и подлинное органическое включение в состав ее аридной флоры из всех восточноазиатских родов свойственны роду *Caryopteris* Bunge из пантропического сем. *Verbenaceae*. Это типично восточноазиатский горно-лесной род, ареал которого охватывает Китай, п-в Корею и Японию и отличается по форме от ареалов уже рассмотренных нами родов: он не обтекает Центральную Азию, а простирается на значительное пространство Монголии. По последней обработке этого рода (Pei, 1932) в нем насчитывается 12 видов, и из них два представлены в Центральной Азии. Это *C. tangutica* Maxim., распространенный в Юго-Западном Китае и заходящий в Цинхай, и монгольский субэндемичный вид *C. mongholica* Bunge, ареал которого охватывает более половины степной и пустынной Монголии. Оба вида близко родственны, но *C. tangutica* — кустарник до 1.5 м высоты с эллиптическими зубчатыми листьями, обитатель открытых солнечных склонов лесного пояса гор, а *C. mongholica* — мелкий (до 30 см) ксерофильный полукустарничек с цельнокрайными узколанцетными листьями, растущий на скалах, каменистых склонах, маломощных песках, на галечных днищах и по бортам сайров в сухих степях и пустынях. Этот вид занял прочные позиции в растительном покрове Монголии и стал характерным для нее широкораспространенным видом. Помимо очень большого сходства соцветий, цветков и плодов, следы тесного родства этих двух различных по экологии видов проявляются еще и в том, что по южной окраине ареала *C. mongholica*, где он соприкасается с северной границей ареала *C. tangutica*, встречается его разновидность — var. *serrata* Maxim., отличающаяся только тем, что листья у нее имеют немногочисленные расставленные зубчики. Едва ли этот признак является результатом гибридизации — упомянутые виды разобщены и пространственно, и экологически; скорее это свидетельство происхождения, своего рода атавизм. В этом случае мы имеем пример прямого и глубокого проникновения в Центральную Азию и сильной адаптивной трансформации мезофильного восточноазиатского рода. Но таких примеров можно привести очень немного.

Наиболее сложные отношения наблюдаются у восточноазиатских родов пантропического сем. *Solanaceae*, которое вообще имеет весьма запутанные ботанико-географические связи. Как ни удивительно, это семейство в Центральной Азии представлено даже оригинальным эндемичным родом — *Przewalskia* Maxim. До сего времени этот род считался монотипным — был известен единственный вид *P. tangutica* Maxim. (*P. roborovskii* Batal. был описан условно и является не более чем его цветной разновидностью), распространенный в суровых высокогорьях восточного Тибета — Вэйцзана и Цинхая. Это почти бесстебельное розеточное растение с очень мощным стержневым корнем, осенью развивающее крупные (размером и формой сходные с куриным яйцом) легкие пузыревидные плоды, по созревании семян легко отрывающиеся и свободно разносимые ветром. «Пузырь» образован сильно разросшейся и вздутой чашечкой, так что он почти замкнут наверху, и внутри его заключена коробочка с семенами, открывающаяся крышечкой. Теперь обнаружен еще один вид этого рода, обитающий на открытых склонах высокогорий Южного Тибета — *P. shebbearei* (C. E. C. Fischer) Grub., первоначально при описании ошибочно отнесенный к роду *Mandragora* L. Он очень похож на *P. tangutica* габитуально и по основным признакам, но отличается от него хотя и коротким, но явно выраженным стеблем, а главное — плодами, пузыревидная чашечка у которых вверху открытая и имеет крупные острые зубцы, более мелкая и грубая. Такие особенности этого вида естественно наводят на мысль о вероятном происхождении рода *Przewalskia* от рода *Scopolia* Jacq., у которого плод устроен аналогично — у него также коробочка, открывающаяся крышечкой, окруженная разрастающейся, но широко открытой бокальчатой чашечкой. Все виды *Scopolia* — растения с хорошо развитым стеблем, однако у *S. tangutica* чашечка не только сильно разрастается, но при созревании плода древеснеет и смыкается наверху своими тонкими краями, которые стягиваются складками, так что образуется грубый ребристый пузырь. Тангутская скополия — довольно крупное растение, достигающее в лесах пров. Ганьсу 80 см выс., с развитым ветвистым стеблем; в Южном Тибете и Вэйцзане, на открытых склонах, оно обычно гораздо мельче — всего 15—20 см высотой. Таким образом, в мыслимом ряду преобразований от растений типа *Scopolia tangutica* к бесстебельному розеточному растению с тонкой пузыревидной и почти закрытой при плодах чашечкой, как у *Przewalskia tangutica*, вновь обнаруженный вид *P. shebbearei* занимает как бы промежуточное положение.

Scopolia tangutica — субэндемик Центральной Азии: она произрастает в лесном и субальпийском поясах под пологом леса и на открытых склонах, по ущельям и в оврагах, часто на рудеральных местах у жилья в Цинхае и прилежащей части пров. Ганьсу, в Вэйцзане и Южном Тибете. Близкий к ней вид — *S. sinensis* Hemsl. — крупное лесное растение Центрального и Юго-Западного Китая. Оба вида относятся к восточноазиатской секции *Anisodus*, виды которой отличаются коротким бокальчатым венчиком. Другая секция рода — *Scopolia* — объединяет виды с длинным трубчато-колокольчатым венчиком — японский (*S. japonica* Maxim.), корейский (*S. parviflora* Nakai) и средиземноморский (*S. carniolica* Jacq.). Все это также лесные мезофильные виды.

Тангутская скополия, помимо разрастания чашечки в пузыревидную оболочку плода, обладает еще одной примечательной особенностью — весной это растение появляется из-под земли в виде кочана плотно сложенных и скученных на коротком стебле листьев. И та и другая особенности тангутской скополии несомненно представляют собой приспособления к суровому тибетскому климату с его поздним и коротким летом и ночными заморозками. Появление растения на поверхности субстрата с уже почти сформированным листовым аппаратом позволяет ему быстро переходить к интенсивной вегетации, а смыкающаяся пузыревидно-вздутая чашечка защищает дозревающий плод от резких перепадов температуры. Вполне логично допустить, что дальнейший ход эволюции мог привести к закреплению подобной ювенильной кочанной структуры растения и редукции стебля, а также к дальнейшему преобразованию чашечки в более совершенную защитную оболочку плода, оказавшегося на поверхности почвы, и вместе с тем служащую хорошим приспособлением для его переноса ветром. Таков вероятный путь происхождения эндемичного тибетского рода *Przewalskia* от рода *Scopolia*. Эволюция в этом случае могла быть весьма быстротечной. К этому надо прибавить, что семена всех трех рассмотренных видов (*Przewalskia tangutica*, *P. shebbearei* и *Scopolia tangutica*) настолько сходны по форме, величине, окраске и рельефу поверхности, что их невозможно различить путем простого визуального исследования — это немаловажное свидетельство их близкого родства.

Еще один род из той же трибы *Atropeae*, в которую входят оба рассмотренных рода, но отличающийся ягодовидным плодом, неожиданно оказался представленным в Центральной Азии. Это *Mandragora* L., о которой укоренилось представление как о средиземноморском роде и о чудодейственной лекарственной силе которой сложены старинные легенды. Действительно, в Средиземье произрастают три вида этого рода — *M. officinarum* (L.) Vis., *M. autumnalis* Spreng. и *M. turcomanica* Mizgir. — довольно крупные бесстебельные розеточные растения с мощными стержневыми корнями. Менее известно, что на высокогорном плато Кам в Юго-Западном Китае и в Восточных Гималаях обитает *M. caulescens* Clarke — небольшое альпийское растение со скученными при основании тупыми листьями и коротким стеблем, несущим поникающие бокальчатые цветки, очень похожие на цветки *Scopolia tangutica*. Этот вид заходит немного и в Южный Тибет. Но, кроме того, оказалось, что в Тибете имеется даже свой эндемичный вид мандрагоры. Он был совершенно неожиданно обнаружен нами среди неидентифицированных гербарных образцов в коллекциях Н. М. Пржевальского и В. Ф. Ладыгина из Вэйцзана. Это — мелкое розеточное растение с мощным, обычно многоглавым стержневым корнем и поникающими цветками. Оно во многом сходно с *M. caulescens*; у него такие же тупые широколанцетные или лопатчатые листья, но стебель совсем не развит и венчик желтый, а не фиолетовый. Оба вида обитают в высокогорьях, от 3500 до 4500 м над ур. м., на открытых склонах. Несомненно, что оба эти вида близко родственны и, вероятно, являются молодыми производными какого-то некогда более широко распространенного в горах Юго-Западного Китая и Восточных Гималаев лугового вида. Тибетско-гималайские виды явно обособлены от трех других очень схожих между собой средиземноморских видов мандрагоры, составляющих вторую естественную секцию. Из этого следует, что филогенетические корни рода *Mandragora* тянутся в Восточную Азию. И *Scopolia*, и *Mandragora* по существу имеют все тот же подковообразный ареал, как и выше рассмотренные роды, исключая *Caryopteris*. Вот такой подковообразный ареал, как бы охватывающий Центральную Азию с востока и юга, на который обратил внимание в своем «Введении к флорам Китая и Монголии» Комаров, характерен для многих восточноазиатских родов из различных семейств: *Compositae*, *Scrophulariaceae*, *Labiatae*, *Rosaceae*, *Saxifragaceae*, *Ranunculaceae* и др.

Те восточноазиатские роды, которые заходят в пределы Центральной Азии с востока и юго-востока, за очень редкими исключениями проникают неглубоко, только по окраинным горным системам. Виды их имеют здесь узкие ареалы, приурочены к лесному и альпийскому поясам и принадлежат к восточноазиатским сериям. Очевидно, что такая общность формы ареалов многих восточноазиатских родов, как и особенности распространения в Центральной Азии и характер родственных отношений входящих в них видов, порождены общностью истории географического распространения этих родов. Эта общность, надо полагать, определялась прежде всего ходом орогенеза крупнейших горных систем внутренней Азии. Поднятие Гималаев, Тибетского плато и Куньлуня происходило в течение третичного периода почти одновременно. Гималаи сформировались окончательно уже к плиоцену, а Тибетское плато поднялось вместе с Куньлунем на современную высоту к четвертичному периоду (Синицын, 1965). Вслед за этим, в четвертичный период, все плато, от Гималаев до Куньлуня, подверглось, по-видимому, сплошному покровному оледенению, поскольку формы его рельефа повсюду ледниковые (Гу Шень-сю, 1953; Юсов, 1958; Синицын, 1959). Нет никаких прямых свидетельств о существовавшей на плато в третичном периоде растительности, но, судя по косвенным данным, по литологическому составу осадочных пород Тибета, на его территории, как и во всей Центральной Азии, господствовал аридный климат, и в палеогене здесь, вероятно, была тропическая саванна. Эта саванна простиралась в то время далеко к востоку, до Центрального и севера Юго-Западного Китая включительно; там распространены те же гипсоносные третичные красноцветные отложения, что и в Гоби. Материковая суша на востоке в то время была гораздо обширнее — ее береговая линия проходила по Японским островам и зона влияния океанического климата располагалась восточнее; соответственно этому дальше к востоку протягивалась и внутриматериковая аридная зона (Синицын, 1965). Весьма вероятно, что загадочные участки саванновой растительности в современном ландшафте Южной Юньнани со столь чужеродными для флоры Азии кактусами, древовидными молочаями, алоэ и т. п. (Wang, 1939; Лавренко, 1960; Федоров, 1964) как раз и являются пережитками той эпохи. В Центральной Азии эта саванна в связи с общим смещением климатических зон к югу, похолоданием и усилением континентальности постепенно регрессировала к концу неогена в степи и пустыни.

Следовательно, распространение мезофильной теплоумеренной третичной флоры в неогене ограничивалось климатическим барьером, а затем в четвертичный период — и оледенением Тибета, и эта флора, сместившаяся с севера к концу неогена в Восточную Азию, в Центральный и Юго-Западный Китай (где она нашла благоприятное убежище и сохранилась до наших дней), могла распространяться на юг и запад лишь по «наружным ступеням» Тибета — Внешнему плато и по Гималаям. Причем распространение этой третичной флоры по высотным ступеням происходило раньше, чем она заняла свое конечное (современное) зональное положение. Именно этим скорее всего объясняются богатство умеренной флоры Восточных Гималаев, соперничающей с таковой Центрального и Юго-Западного Китая, и то, что ряд родов имеет там свой центр видового многообразия. Чем раньше началось распространение рода, тем дальше на запад мы находим его представителей, тем длиннее южное плечо «подковы» ареала рода. Проникновение же восточноазиатской флоры на Тибетское плато могло начаться только в постгляциале, после его освобождения от ледникового покрова, и, следовательно, все местные дериваты восточноазиатских родов, включая и эндемичные,— четвертичного возраста. И эндемичный вид тибетской мандрагоры, и эндемичный тибетский род *Przewalskia* — это молодые таксоны. Проникновение это не могло быть глубоким, так как представителям мезофильной теплолюбивой флоры противостояли все невзгоды резко континентального, даже почти арктического климата центрального плато Тибета с его холодом, сухостью, коротким летом, резкими и частыми перепадами температур. Поэтому все эти дериваты приурочены к восточной и юго-восточной сниженным окраинам Тибета — Цинхаю, Вэйцзану и востоку Южного Тибета. В то же время несомненно, что сформировавшиеся к тому времени центральноазиатская пустынная и бореальная евразиатская флоры имели преимущества при своей экспансии на Тибетское плато с севера. Представители этих флор и заняли там господствующее положение (*Eurotia*, *Kalidium*, *Sympegma*, *Hippolytia*, *Festuca*, *Poa*, *Carex* и др.). Мигрируя на юг и запад и преобразуясь в соответствии с новыми условиями, некоторые роды мезофильной тургайской флоры в то же время в силу изменения окружающих условий в самой Восточной Азии могли утратить свои позиции в растительном покрове и исчезнуть, как это, вероятно, произошло с родоначальными формами рода *Mandragora*. Роды, успевшие далеко проникнуть на запад по Гималаям, через сформировавшуюся к неогену Среднюю Азию, могли при благоприятных условиях распространяться на север и достичь Центральной Азии с западного фланга. Пример этому — *Incarvillea* и *Codonopsis*.

Но если *C. clematidea* доныне прочно сохраняется в лесном и субальпийском поясах Северного и Восточного Тянь-Шаня, то *Incarvillea semiretschenskia* в опустыненных Чу-Илийских горах Семиречья — уже угасающий реликт того времени.

Иная ситуация была на северо-востоке Центральной Азии. Здесь с начала третичного периода на большом протяжении не существовало серьезных орографических барьеров, а речная сеть была связана и с бассейном Тихого океана (Синицын, 1965; Мурзаев, 1952), и влияние тихоокеанского муссона могло простираться внутрь материка на бо́льшую глубину, чем теперь. Поэтому представители мезофильной тургайской флоры имели более благоприятные условия для своего проникновения с северо-востока в аридную Центральную Азию. Однако последовавшая в плиоцене резкая аридизация климата Центральной Азии привела к элиминации этих элементов на равнинах, плато, в мелкосопочниках и низкогорьях. Они сохранились только в крупных горных поднятиях — в Иышане и Алашаньском хребте. Лишь очень немногие из этих элементов смогли трансформироваться настолько, что нашли себе место и вошли равноправными членами в состав пустынной и степной флоры Центральной Азии и широко расселились, например как *Carypteris mongholica*, или сохранились в составе этой флоры, став удивительными реликтами, как *Incarvillea potaninii*. Несомненно также, что в еще больших масштабах происходил противоположный процесс — проникновение центральноазиатских элементов на север Восточной Азии, особенно во время колебаний климата в плиоцене (Ли Сы-гуан, 1952). Немалое их число мы и обнаруживаем в степях Северо-Восточного и Северного Китая.

Все вышеизложенное о восточноазиатских дериватах и то обстоятельство, что при анализе родового состава флоры Центральной Азии они выявляются в очень небольшом количестве, позволяет сделать заключение о небольшой роли Восточной Азии в формировании флоры Центральной Азии. Тем более нет оснований говорить о том, что «значительная часть флоры Центральной Азии (понимая под нею главным образом нижний ярус центральноазиатского нагорья, занимаемый Монголией) обязана своим происхождением Восточной Азии» (Вульф, 1944 : 308).

ЛИТЕРАТУРА

Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. — Грубов В. И. (1963). Растения Центральной Азии, 1 (Введение). — Гу Шень-сю. (1953). Природные условия Тибетского нагорья. Кюсюэ тунбао, 8 : 51—58 [На китайск. яз.]. — Комаров В. Л. (1905). Флора Маньчжурии. III. Тр. С.-Петерб. Бот. сада, 25, 1. — Комаров В. Л. (1908, 1909). Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. С.-Петерб. Бот. сада, 29, 1 и 2. — Лавренко Е. М. (1960). О растительности саванн по реке Красной на юге провинции Юньнань (КНР). Тр. МОИП, 3. — Ли Сы-гуан. (1952). Геология Китая. М. — Мурзаев Э. М. (1952). Монгольская Народная Республика. Физико-географическое описание. — Синицын В. М. (1959). Центральная Азия. — Синицын В. М. (1965). Древние климаты Евразии. 1. Палеоген и неоген. — Федоров Ан. А. (1964). Флора и растительность [Китая]. Восточная часть страны. В кн.: Физическая география Китая. — Юсов Б. В. (1958). Тибет. Физико-географическая характеристика. М. — Griersson A. J. C. (1961). A revision of the genus *Incarvillea*. Notes Roy. Bot. Garden Edinburgh, 23 (3). — Pei Chien. (1932). The *Verbenaceae* of China. Mem. Sci. Soc. China, 1 (3). — Prain D. (1906). A review of the genera *Meconopsis* and *Cathcartia*. Ann. Bot., 20. — Wang Chi-wu. (1939). A preliminary study of the vegetation of Junnan. Bull. Fan memor. Inst. Biol. (Bot.), 9 (2).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 VI 1975.

SUMMARY

On the basis of taxonomic and geographic analysis of a number of typical east—asiatic genera (*Codonopsis* Wall., *Incarvillea* Juss., *Caryopteris* Bunge, *Scopolia* Jacq., *Mandragora* L.) as well as of an endemic Central Asia genus *Przewalskia* Maxim. in comparison with paleogeographic data the conclusion is drawn of an insignificant role of the moderate temperature mesophil East Asia flora in the formation of flora of Central Asia.

УДК 93/99 : 634.948 : 581.524.4 : 581.526.53 [470.61+[470.45]

Г. М. Зозулин

ИСТОРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СТЕПНОЙ ЧАСТИ БАССЕЙНА РЕКИ ДОНА (РОСТОВСКАЯ И ВОЛГОГРАДСКАЯ ОБЛАСТИ)

G. M. ZOZULIN. HISTORICAL ANALYSIS OF FOREST VEGETATION OF THE STEPPE PART OF THE RIVER DON BASIN (ROSTOV AND VOLGOGRAD DISTRICTS)

Приводится анализ истории современной лесной растительности степной части бассейна р. Дона. Основой анализа являются установление принадлежности видов растений к той или иной исторической свите растительности и сопоставление значения видов разных свит в лесных сообществах. Устанавливаются две фазы облесения в голоцене байрачных донских лесов: березняковая и неморальная. В пойменных и аренных лесах, кроме того, в начальных стадиях их формирования прослеживается бореально-ивняковая фаза. В качестве селектоценогенетических включений в лесах отмечаются виды луговой, ковыльниковой, антропогенной и других свит, а в локальных случаях — субксерофильно-дубравной (в байрачных лесах) и боровой (в аренных лесах).

На основе общих положений, опубликованных в наших предыдущих статьях в «Ботаническом журнале» (Зозулин, 1970, 1973), ниже приводятся результаты исторического анализа растительности применительно к лесам степной части бассейна р. Дона. Главной идеей этого анализа является то, что современные растительные сообщества содержат в себе информацию о путях и этапах формирования. Вскрыть эту информацию можно, установив характер участия в растительных сообществах видов разных исторических свит растительности.

Естественные леса степной части бассейна р. Дона относятся здесь к экстразональной растительности. По топологическому признаку их можно разделить на три группы.

1. Байрачные леса, произрастающие в балках и по склонам коренных берегов рек, в северных районах выходящие и на приводораздельные склоны; к ним относятся и «нагорные» леса А. Ф. Киреева (1960), «овражные» леса И. В. Новопокровского (1921).

2. Пойменные леса, распространенные в поймах крупных рек и их притоков (в том числе в постоянно или периодически заливаемых частях речных долин).

3. Аренные леса, произрастающие на песчаных массивах речных террас (аренах). Среди них выделяются леса колкового типа, занимающие замкнутые понижения различной величины и глубины, и леса долинообразных понижений на аренах, преимущественно русел старых рек.

Хотя леса описываемой территории занимают относительно небольшие площади (в Ростовской области 310 тыс. га, в Волгоградской — 513 тыс. га), их изучение имеет особое теоретическое и практическое значение. Здесь проходит южная и отчасти юго-восточная границы распространения лесов в европейской части СССР, что дает возможность уточнить биоэкологический потенциал многих лесных видов и изменения структуры лесов в крайних для лесных сообществ условиях. Народнохозяйственные задачи, связанные с лесонасаждением в степи, заставляют также уделить особое внимание остаткам естественных лесов в степной зоне. Однако до последнего времени эти леса не были систематически описаны геоботаниками и сводок по ним в литературе не было, если не считать отдельных или очень общих описаний (Новопокровский, 1921, 1940; Червяков, 1949; Киреев, 1960, 1961 и др.; Двораковский, 1961, и др.). Лучше были освещены аренные леса (Сукачев, 1903; Новопокровский, 1915 и др.; Гаель, 1929, 1932; Гожев, 1929, и др.).

Автор настоящей статьи имел возможность провести в течение 1959—1967 гг. систематическое геоботаническое исследование лесной растительности Ростовской и Волгоградской областей, результаты которого частично публиковались (Зозулин, 1962, 1963, 1968, 1969 и др.). Эти исследования дали возможность провести исторический анализ лесной растительности, основные результаты которого излагаются ниже.

Во всех лесах исследуемой территории зарегистрировано 837 видов. По характеру связи с лесами их можно разделить на четыре группы: 1) лесные виды — на этой территории отмечаемые только в лесных сообществах; 2) заходящие виды — часто встречающиеся как компоненты лесных сообществ, но произрастающие (и даже при оптимальных условиях развития) и в других сообществах: 3) опушечные виды — с оптимумом жизненности на лесных опушках, только иногда отмечаемые в лесах и иных растительных сообществах; 4) случайные виды — изредка попадающие в леса и характерные для естественных травянистых сообществ или произрастающие как сорные. Их распределение по разным топологическим группам лесов приводится в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Общий состав флоры лесов степной части басейна р. Дона
(Ростовская и Волгоградская области)

Виды	Байрачные леса	Пойменные леса	Аренные леса	Во всех лесах
Лесные	149	97	94	168
Заходящие	91	102	90	133
Опушечные	52	23	26	58
Случайные	300	203	173	478
Общее число отмеченных видов	592	425	383	837

Все зарегистрированные виды были проанализированы для установления их принадлежности к разным историческим свитам растительности (табл. 2). Спектры по топологическим группам лесов даются без случайных видов для более четкого представления об историческом составе флоры собственно лесных сообществ.

В дополнение к общим спектрам в табл. 3 приводятся сведения о распределении доминантных видов всех ярусов, зарегистрированных при геоботаническом описании лесов, по историческим свитам растительности.

Учитывая разнородность лесных сообществ донского бассейна, в дополнение к общим спектрам приведем сведения о составе видов разных исторических свит растительности для некоторых основных лесных ассоциаций.

В байрачных лесах исследуемой части донского бассейна представлены формации — дубравы (свыше 90% площади всех байрачных лесов), берестняки (доминант — *Ulmus carpinifolia*) и осинники (*Populus tremula*). В дубравах доминантами в покрове наиболее распространенных

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов в лесах степной части бассейна р. Дона по историческим свитам растительности (в процентах)

Исторические свиты растительности	Весь видовой состав	Лесные виды	Топологические группы лесов (без случайных видов)		
			байрачные	пойменные	аренные
Неморальная	9.2	40.5	26.0	21.2	18.1
Таежная	1.8	8.9	2.7	3.2	4.3
Боровая	4.4	1.2	2.7	2.7	4.8
Березняковая	15.7	29.7	31.5	22.5	27.1
Субксерофильно-дубравная	4.3	8.9	8.9	4.5	3.3
Ольшанниковая	1.3	4.2	1.7	3.6	3.8
Бореально-ивняковая	5.1	5.4	4.5	13.5	10.0
Аллювиально-травянистая	1.9	—	0.4	1.4	0.5
Травянисто-болотная	4.9	—	1.4	3.6	4.3
Олиготрофно-сфагновая	0.1	—	—	—	—
Луговая	13.9	1.2	9.6	13.9	12.9
Ковыльниковая	12.3	—	5.1	1.8	4.2
Полукустарничково-пустынная	0.7	—	—	—	—
Тимьянниковая	4.4	—	1.0	—	—
Псаммофильно-травянистая	3.0	—	—	0.4	0.5
Антропогенная	17.0	—	4.5	7.7	6.2
Общее число видов	837	168	292	222	210

ассоциаций являются *Melica picta*,[1] *Stellaria holostea*, *Poa nemoralis*, *P. angustifolia*, *Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis*, *Dactylis glomerata* (соответственно ассоциации: дубрава пестроперловниковая, звездчатковая, лесомятликовая, снытевая, ландышевая, ежовая и узколистномятликовая).

ТАБЛИЦА 3

Распределение доминантных видов всех ярусов в лесах степной части бассейна р. Дона по историческим свитам растительности (в процентах)

Исторические свиты растительности	Общий спектр доминантных видов во всех лесах	Топологические группы лесов		
		байрачные	пойменные	аренные
Неморальная	24.2	35.7	17.4	20.4
Таежная	2.9	3.6	—	1.8
Боровая	2.0	3.6	1.9	3.7
Березняковая	23.3	33.9	21.2	20.4
Субксерофильно-дубравная	4.8	8.9	3.8	1.8
Ольшанниковая	5.8	1.8	9.6	7.5
Бореально-ивняковая	12.6	—	21.2	16.7
Аллювиально-травянистая	1.0	—	1.9	—
Травянисто-болотная	5.8	1.8	9.6	7.5
Луговая	10.7	7.1	9.6	14.8
Ковыльниковая	2.0	1.8	—	1.8
Тимьянниковая	1.0	—	—	1.8
Псаммофильно-травянистая	1.0	—	—	1.8
Антропогенная	2.9	1.8	3.8	—
Общее число видов	103	56	52	54

---

[1] Здесь и ниже латинские названия растений даны по книге П. Ф. Маевского «Флора средней полосы европейской части СССР» (изд. 9-е, 1964) с учетом «Свода дополнений и изменений» к «Флоре СССР» («Наука», 1973).

В пойменных лесах выделяются формации — дубравы, вербняки (доминант *Salix alba*), осокорники (*Populus nigra*), белотополевники (*Populus alba*), вязовники (*Ulmus laevis*), берестняки, осинники и черноольшанники (*Alnus glutinosa*). Из них дубравы наиболее распространены в центральной части пойм, а ивняки — в прирусловой части. В дубравах доминантами в покрове основных ассоциаций являются *Convallaria majalis*, *Calamagrostis epigeios*, *Poa pratensis*, *Zerna inermis*, *Urtica dioica*, *Rubus caesius* (соответственно ассоциации: дубрава ландышевая, вейниковая, лугомятликовая, безостокостровая, крапивовая и ежевиковая). В вербняках основная ассоциация — вербняк безостокостровый; другие доминанты покровного яруса распространенных ассоциаций — *Artemisia procera*, *Calamagrostis epigeios*, *Poa pratensis*, *Urtica dioica*, *Rubus caesius*, *Stachys palustris*.

В аренных лесах выделяются формации: березняки, дубравы, черноольшанники, осинники, белотополевники, берестняки, вязовники, осокорники и вербняки. Среди них наиболее специфичны березняки, отсутствующие в байрачных и пойменных лесах. Довольно распространены также дубравы и черноольшанники. В березняках выделяются основные ассоциации — березняк вейниковый, узколистномятликовый и ежевиковый; в дубравах — дубрава вейниковая, узколистномятликовая, безостокостровая, ежовая, ландышевая и ежевиковая. Довольно пестры по составу покрова черноольшанники, где в покровном ярусе доминируют *Rubus caesius*, *Calamagrostis epigeois*, *Urtica dioica*, *Dryopteris cristata*, *Carex acuta*, *C. caespitosa*, *Filipendula ulmaria* с содоминированием других видов крупнотравья.

Не имея возможности привести здесь спектры исторических свит растительности для большого количества ассоциаций, ограничимся сведениями только о наиболее характерных и распространенных (табл. 4). Анализируя приведенные таблицы, можно установить следующие основные закономерности.

ТАБЛИЦА 4

Распределение видового состава некоторых лесных ассоциаций по историческим свитам растительности в степной части бассейна р. Дона (в процентах)

Исторические свиты растительности	Байрачные леса			Пойменные леса			Аренные леса		
	дубрава звездчатковая	дубрава пестроперловниковая	дубрава ежовая	дубрава ландышевая	дубрава вейниковая	вербняк безостокостровый	березняк вейниковый	дубрава вейниковая	ольшаннк ежевиковый
Неморальная	33.8	27.0	25.2	21.8	25.8	1.9	10.4	25.8	15.2
Таежная	3.2	2.1	0.6	1.4	—	—	—	—	1.7
Боровая	2.6	1.4	3.1	4.4	3.0	5.9	8.3	3.0	1.7
Березняковая	31.9	36.2	31.9	36.2	33.3	21.6	25.0	33.3	23.7
Субксерофильно-дубравная	7.6	9.3	4.9	2.9	3.0	3.9	2.1	3.0	3.4
Ольшанниковая	1.3	0.7	1.2	1.4	—	3.9	2.1	—	6.8
Бореально-ивняковая	1.3	1.4	2.4	4.4	3.0	11.8	8.3	3.0	11.9
Аллювиально-травянистая	—	—	—	1.4	—	1.9	—	—	—
Травянисто-болотная	—	—	—	2.9	—	3.9	2.1	—	5.1
Луговая	9.4	10.6	13.5	14.5	16.8	17.7	20.9	16.8	20.3
Ковыльниковая	2.6	3.5	4.9	2.9	10.6	3.9	6.3	10.6	—
Полукустарничково-пустынная	—	—	0.6	—	—	—	2.1	—	—
Тимьянниковая	—	0.7	—	—	—	—	—	—	—
Псаммофильно-травянистая	—	—	—	—	—	—	4.1	—	1.7
Антропогенная	6.3	7.1	11.7	5.8	4.5	23.6	8.3	4.5	8.5
Общее число видов	157	141	163	69	66	51	48	66	59

В общем спектре лесной флоры среди собственно лесных видов преобладают виды неморальной и березняковой исторических свит, составляющие основное ядро лесных сообществ. Среди заходящих особенно много видов луговой, отчасти березняковой, бореально-ивняковой и антропогенной свит. Это свидетельствует о том, что в число постоянных участников лесных сообществ в условиях степной зоны входят не зональные степные, а луговые, мезофильные светлолесные и некоторые сорные виды. В спектре опушечных видов преобладают березняковые, отчасти неморальные и субксерофильно-дубравные виды.

Только виды березняковой свиты широко и равномерно распределены среди всех групп видов, имеющих разные связи с лесными сообществами. Исторически предшествуя здесь широколиственным лесам, березняковые сообщества дали большой исходный материал для экологической дифференциации видов в период распространения широколиственных лесов и формирования новых лесных сообществ. Большое количество видов антропогенной, луговой и ковыльниковой свит в общем спектре лесной флоры свидетельствует о сильной засоренности и осветленности донских лесов. Многие их этих видов относятся к случайным, редко встречающимся в лесах.

Общим для всех описываемых лесов является широкое распространение видов неморальной, березняковой и луговой исторических свит. При этом отмечается заметное снижение количества неморальных видов от байрачных к пойменным и особенно к аренным лесам. Это связано с формационным разнообразием последних и свидетельствует о том, что пойменные и аренные леса, имея ослабленное неморальное ядро, характеризуются в настоящее время специфическими путями формирования. Связывает пойменные и аренные леса повышенное число видов бореально-ивняковой и травянисто-болотной свит. Виды луговой свиты, являясь естественными спутниками лесных сообществ гумидных стран, легко проникают в нарушенные леса и активно участвуют в различных лесных сообществах. Характерно, что зональные для нашей территории виды ковыльниковой исторической свиты, происхождение которых связано с аридными центрами, очень слабо внедряются в сообщества гумидных широколиственных лесов. В общем спектре всех видов, отмеченных в лесах, некоторое повышение числа ковыльниковых в байрачных и аренных лесах происходит за счет группы случайных. Специфично для байрачных лесов увеличение количества видов субксерофильно-дубравной и отчасти тимьянниковой свит, для аренных — видов таежной, боровой и отчасти псаммофильно-травянистой свит. Сорные виды, отмечаемые в лесах, почти полностью относятся к группе случайных и мало проникают в сформированные лесные сообщества. Относительно больше засорены пойменные и аренные леса.

Ведущую роль (в качестве доминантов) в разных ярусах коренных типов леса играют виды неморальной, березняковой, отчасти бореально-ивняковой (для пойменных и аренных лесов) и луговой исторических свит растительности. В особых экологических условиях к ним добавляются виды ольшанниковой и травянисто-болотной свит. Виды остальных свит отмечаются как доминанты ярусов преимущественно в производных типах леса.

По принадлежности доминантов ярусов к историческим свитам растительности можно различать сообщества: а) исторически «равнокачественные», с доминантами всех ярусов, относящимися к видам одной свиты (например, дубравы: ландышевая, звездчатковая, пестроперловниковая; березняк ежевиковый и т. д.), и б) исторически «разнокачественные», с доминантами в ярусах из разных исторических свит (дубравы: снытевая, ежовая, лесомятликовая; березняки: безостокостровый, вейниковый; ольшанник ежевиковый; вербняк безостокостровый и др.). В формациях с доминированием в древесном ярусе неморальных видов (дубравы) в подчиненных ярусах часто доминируют виды березняковой (*Aegopodium podagraria*, *Poa nemoralis*, *Dactylis glomerata*) и луговой (*Zerna inermis*. *Poa pratensis*) свит; в формациях с доминированием в древесном ярусе березняковых видов (березняки, осинники) — виды луговой (*Zerna inermis*, *Poa angustifolia*) и отчасти боровой (*Calamagrostis epigeios*) свит; в формациях с доминированием в древесном ярусе бореально-ивняковых видов (вербняки, осокорники) — виды березняковой, луговой, травянисто-болотной и отчасти боровой свит; в ольшанниках — виды травянисто-болотной, березняковой и отчасти луговой свит. Особенно характерны исторически «разнокачественные» сообщества для пойменных и аренных лесов. По составу доминантных видов (по их принадлежности к историческим свитам) эти леса вообще ближе между собой, чем с байрачными лесами.

При сравнении спектров отдельных ассоциаций байрачных дубрав видно, что они близки между собой. Во всех основных ассоциациях стойко преобладают виды неморальной и березняковой свит, причем отмечается явная тенденция сокращения неморальных видов в сообществах от теневых к более светлым. Все доминантные и высококонстантные виды древесного и кустарникового ярусов байрачных дубрав относятся к неморальным видам. Исторически «равнокачественные» сообщества здесь занимают центральное место, сменяясь «разнокачественными» только в крайних для изучаемой территории экологических условиях (наиболее увлажняемые придонные участки балок для дубравы снытевой или наиболее сухие приопушечные участки для дубравы ежовой). В байрачных дубравах несомненно наличие двух фаз залесения: березняковых редколесий и широколиственных лесов.

В пойменных дубравах только в оптимальных условиях формируются «равнокачественные» сообщества (дубрава ландышевая). Здесь отмечается сильное обеднение неморальными видами по сравнению с байрачными лесами, преобладание исторически «разнокачественных» сообществ, большая пестрота константных видов и т. д. Это свидетельствует о нестойком видовом составе пойменных дубрав и активных селектоценогенетических процессах. Формации вербняков и осокорников резко отличаются по спектрам исторических свит от дубрав, что объясняется иной их историей. В них хорошо заметны следы бореально-ивняковой фазы и наблюдается значительное внедрение березняковых и луговых видов, а также сорных растений. Эти формации исторически не связаны с распространением здесь сообществ неморальной свиты, проникновению видов которой мешают лабильные экологические условия.

В аренных лесах по характеру спектров исторических свит растительности выделяются три лесные группы, имеющие разную историю: а) березняки и осинники, б) дубравы и в) черноольшанники. В истории более влажных березняков и осинников выделяются фазы бореально-ивняковой и березняковой свит и отмечается современная инвазия широколиственнолесных форм. В более сухих березняках заметно значительное внедрение видов ковыльниковой и псаммофильно-травянистой свит. История аренных дубрав имеет много общего с историей пойменных, но в отличие от последних здесь отмечается увеличение участия видов боровой и ковыльниковой свит при снижении роли бореально-ивняковых видов. Инвазия широколиственнолесных деревьев и кустарников не сопровождалась в аренных дубравах распространением их основных травянистых спутников. В истории формирования черноольшанников заметны следы бореально-ивняковой фазы (с травянисто-болотными видами), последующее наслоение видов березняковой фазы (в сопровождении луговых видов), а затем их поглощение видами ольшанниковой свиты и небольшое внедрение неморальных видов.

В географическом плане роль видов березняковой свиты в лесах резко повышается к северо-востоку и заметно снижается к югу и юго-востоку. Наибольшая концентрация неморальных видов отмечается в северо-западных районах и закономерно снижается как к северо-востоку, так и к югу и юго-востоку. Снижение роли неморальных и березняковых видов в лесах всюду сопровождается усилением луговых, сорных и отчасти ковыльниковых видов. В байрачных лесах районов, примыкающих долине р. Сев. Донца, заметны концентрация и повышение роли видов субксерофильно-дубравной исторической свиты.

Историко-фитоценотический анализ современной лесной растительности позволил установить, что флоры естественных лесов в степной части бассейна р. Дона (где зональная растительность относится к области трансформационных флор) должны рассматриваться как миграционные. Совокупность всех данных дает возможность связывать расселение широколиственных лесов на этой территории с концом раннего голоцена. История мелколиственных лесов начинается с более ранних времен, аренных — по крайней мере с эпохи формирования песчаных массивов (преимущественно с периода максимального оледенения) и пойменных — с древнего голоцена.

История лесной растительности степной части бассейна р. Дона в голоцене, по данным историко-фитоценотического анализа современных растительных сообществ, может быть охарактеризована следующим образом.

В древнем голоцене эта растительность была представлена березовыми редколесьями с основным филоценогенетическим ядром из видов березняковой исторической свиты. Эти сообщества на песчаных массивах сохранились здесь с более древних времен и в эпоху последнего межледниковья пополнились селектоценогенетическими включениями некоторых видов таежной и боровой свит (*Lycopodium clavatum*, *L. inundatum*, *Dryopteris carthusiana*, *Jasione montana* и др.). В поймах рек и отчасти на аренах известное распространение имели также светлолесные сообщества бореально-ивняковой свиты, обогащенные контактными включениями видов травянисто-болотной свиты. В северо-западных районах аренных лесов возможно наличие лесных сообществ боровой исторической свиты (по крайней мере смешанных березово-сосновых лесов). К концу древнего голоцена в локальных условиях происходили активное внедрение видов ольшанниковой свиты в бореально-ивняковые сообщества и заметное распространение сообществ березняковой свиты как в поймах, так и на водораздельных склонах. На молодых субстратах (в том числе и водораздельных) были широко распространены виды аллювиально-травянистой свиты (максимум пыльцы полыней) и сопутствующие мелколиственным гумидным лесам виды луговой свиты. Реже встречались сообщества ковыльниковой свиты, претерпевшие к этому времени значительные трансформации и обогащенные селектоценогенетическими включениями видов контактных свит (березняковой, луговой, на песках — псаммофильно-травянистой и др.).

В раннем голоцене происходят дальнейшие усложнение и восстановление филоценогенетического ядра сообществ березняковой свиты, сокращение количества бореально-ивняковых сообществ за счет поглощения их черноольшанниками и значительного внедрения березняковых видов. Резко падает значение видов аллювиально-травянистой свиты, место которых в соответствующих условиях занимают сообщества ковыльниковой и луговой исторических свит. К концу раннего голоцена с запада началась инвазия постепенно усложняющихся сообществ неморальной свиты и стали формироваться байрачные дубравы.

Средний голоцен характеризуется все более интенсивной сменой березняковых сообществ широколиственными лесами и распространением этих лесов в донском бассейне с севера, северо-запада и юго-запада. В последнем направлении неморальные сообщества обогащаются внедрившимися видами субксерофильно-дубравной свиты. В то время дубравы, вероятно. занимают и некоторые водораздельные пространства (по крайней мере в северных и северо-западных районах). На водоразделах в более северных районах авангардные сообщества луговой свиты контактируют с аридными сообществами ковыльниковой свиты, что приводит к селектоценогенетической трансформации травянистых зональных сообществ и к новым филоценогенетическим процессам (виды южно-лугового варианта луговой свиты). На аренах вследствие некоторой консервативности экотопов инвазия неморальной свиты затруднена. В поймах продолжаются расширение площади черноольшанников за счет поглощения ими сообществ бореально-ивняковой (и отчасти березняковой) свиты и внедрение отдельных видов неморальной свиты, что приводит к формированию обедненных в своем филоценогенетическом ядре пойменных дубрав.

В позднем голоцене, особенно с началом активного вмешательства человека, отмечается сокращение лесных площадей (при продолжающемся усложнении их сообществ за счет восстановления филоценогенетических связей видов неморальной свиты). Травянистые сообщества занимают все водоразделы, и роль в этих сообществах видов ковыльниковой свиты постепенно возрастает. В поймах сокращается площадь черноольшанников, которые поглощаются вязовниками и в особых условиях дубравами. Сильно осложненные сообщества бореально-ивняковой свиты удерживаются на лабильных субстратах. Активное воздействие человека приводит к прогрессирующему внедрению в лесные сообщества видов луговой свиты и способствует (хотя и не активному) включению в леса сорных видов. На аренах это ведет к распространению в лесных сообществах видов псаммофильно-травянистой свиты.

Степная часть бассейна р. Дона представляет собою особенно интересную территорию для флористического и историко-фитоценотического анализа современных растительных сообществ. Здесь южные форпосты растительности гумидных центров, представленные комплексом различных исторических свит (неморальной, березняковой, ольшанниковой, луговой и др.), граничат с растительностью северных окраин аридных центров (ковыльниковая, а на юго-востоке отчасти и полукустарничково-пустынная историческая свита). Здесь же контактируют территории трансформационных и миграционных флор и осуществляется их взаимная инвазия. Наконец, на этой территории отмечается смена основных направлений морфогенеза растений — криогенного, характерного для гумидных микротермных стран, и криоксерогенного — характерного для аридных микротермных стран. В связи с этим возникает особая необходимость создания здесь государственных степных и лесных заповедных участков, на которых еще представлены основные биогеоценозы этой территории. Это имеет большое значение как в научном отношении, так и для народного хозяйства.

ЛИТЕРАТУРА

Гаель А. Г. (1929). Пески Нижнего Дона. Тр. по лесн. опытн. делу Центральной лесной опытной станции, 4. — Гаель А. Г. (1932). Донецко-Кундрючский песчаный массив. Изв. ГГО, 64, 4—5. — Гожев А. Д. (1929). Типы песков Среднего Дона и их хозяйственное использование. Тр. по лесн. опытн. делу Центральной лесной опытной станции, 3. — Двораковский М. С. (1961). Краткая характеристика естественных лесов Сталинградской области. В кн.: Полезащитное лесоразведение на каштановых почвах. — Зозулин Г. М. (1962). Типы лесов Ростовской области. Тез. докл. научн. сессии Сев.-Кавк. совета по координации и планированию научно-исследовательских работ по техн. и естеств. наукам. — Зозулин Г. М. (1963). Естественные леса Доно-Цимлянского песчаного массива. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, 3. — Зозулин Г. М. (1968). Флористический анализ естественных лесов бассейна р. Дона в пределах Ростовской и Волгоградской областей. В кн.: Ботанические исследования, Ростовск. отд. ВБО. — Зозулин Г. М. (1969). Леса Ростовской области. В кн.: Интродукция растений. — Зозулин Г. М. (1970). Исторические свиты растительности. Бот. ж., 55, 1. — Зозулин Г. М. (1973). Исторические свиты растительности европейской части СССР. Бот. ж., 58, 8. — Киреев А. Ф. (1960). Нагорные и байрачные леса северо-запада Сталинградской области. Тр. Сталинградск. с.-х. инст., 11, 2. — Киреев А. Ф. (1961). Типы пойменных лесов Дона между г. Серафимовичем и устьем р. Хопра. Тр. Сталинградск. с.-х. инст., 11, 3. — Новопокровский И. В. (1915). Растительность войсковых песчаных лесничеств Донской области. Изв. имп. Бот. сада, 15. — Новопокровский И. В. (1921). Растительность Донского края. — Новопокровский И. В. (1940). Растительность. В кн.: Природа Ростовской области. — Сукачев В. Н. (1903). Ботанико-географические исследования в Донской области летом 1902 года. Тр. СПб. общ. естествоисп., 34. — Червяков Ф. И. (1949). Растительность поймы р. Хопра. Уч. зап. Саратовск. пед. инст., 3.

Ростовский
государственный университет.

Получено 18 X 1973.

SUMMARY

On the basis of establishing historical suites of vegetation and the analysis of pertinence to these suites of 837 species registred in natural forests of Rostov and Volgograd districts, historical aspects of forest flora of the described territory are presented — general, as well as differentiated according to the mode of connection of species with the forests, to different typological groups of forests and to main types of forests. The scheme of historical formation of forest communities in holocene is presented.

ТОМ 61 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1976, № 1

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 51 : 58.08 : 581.521.44

В. И. Василевич, Н. А. Устюхина

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ОТРИЦАТЕЛЬНЫХ ЗНАЧЕНИЙ ПОКРЫТИЙ ВИДОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ СХОДСТВА СООБЩЕСТВ

V. I. VASILEVICH, N. A. USTYUKHINA. AN ATTEMPT OF USING THE NEGATIVE VALUES OF COVERAGES OF SPECIES FOR EVALUATION OF COMMUNITIES' SIMILARITY

Видам, отсутствующим в сообществе, приписываются отрицательные значения покрытия, определяемые по их сопряженности с видами, встречающимися в данном сообществе. Вычисление сходства сообществ с учетом отрицательных покрытий дает более правильное представление об экологических различиях сообществ.

Существует довольно много методов оценки сходства или различия сообществ (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969). Одни из них фиксируют лишь присутствие или отсутствие вида на пробной площади, другие учитывают в той или иной форме и их обилие. Но все эти методы имеют один общий недостаток: отсутствие вида всегда принимается за нуль. Неоднократно обращалось внимание на то, что такие нулевые значения очень неравнозначны (Lambert, Dale, 1965; Василевич, 1969). Вид может отсутствовать на пробной площади или из-за чисто случайных обстоятельств, или же из-за того, что условия среды абсолютно непригодны для него. Когда отсутствию всех видов придается одинаковый вес (нуль), все сообщества, не имеющие общих видов, оказываются одинаково несходными независимо от того, насколько сильно отличаются слагающие их виды по своей экологии. Это ограничивает использование оценок сходства такого рода.

Свен (Swan, 1970) на ряде простых моделей показал, что когда экологические различия между сообществами оцениваются по различиям в обилии видов, отношения между ними оказываются нелинейными и последовательность сообществ вдоль одного градиента среды может дать кривую линию в пространстве ординации из-за влияния нулевых оценок обилия. Далее этот вывод был подтвержден в ряде работ при использовании других моделей и методов ординации (Noy-Meir, Austin, 1970; Jeglum и др., 1971; Austin, Noy-Meir, 1971; Gauch, Whittaker, 1972; Gauch, 1973а, б; Whittaker, Gauch, 1973; Beals, 1973). Свен предложил вычислять для отсутствующих видов степень их отсутствия. При этом он исходил из того, что если отсутствующий вид обычно встречается вместе с остальными видами сообщества, степень его отсутствия мала. Для этих целей Свен вычислял индекс сопряженности Дайса (Dice, 1945). Далее он определял степень отсутствия по средней величине сопряженности с присутствующими на пробной площади видами.

Считая идею Свена весьма плодотворной, мы решили проверить ее на определенной выборке природных растительных сообществ, а не на моделях. Правда, в недавно появившейся работе по ординации растительности болот Центральной Африки (Howard-Williams, Walker, 1974) метод Свена применен к природным сообществам, но сравнение с обычными оценками сходства не проведено. Кроме того, для оценки межвидовых сопряженностей мы использовали коэффициент Коула (Cole, 1949), полагая, что он более правильно оценивает степень сопряженности видов.

Данные для этой работы были получены на территории Печоро-Илычского заповедника (Коми АССР), где на профиле длиной 8.4 км было заложено и описано 98 пробных площадей размерами 20×20 м, располагавшихся через случайный интервал от 0 до 160 м. Некоторые пробные площади на болотах были комплексными, в связи с чем там делалось по 2 описания. Покрытие видов травяно-кустарничкового и моховолишайникового ярусов определялось на 20 площадках размерами 0.5× ×1 м, которые располагались через случайный интервал от 0 до 9 шагов по системе ходов, предложенной А. А. Любищевым (1958). Для оценки сходства пробных площадей вычисляли среднее покрытие каждого вида. Участие в сообществе древесных видов определялось по формуле

$$x_i = \frac{S_i P}{\Sigma S_i} \cdot 100\%,$$

где S_i — сумма площадей сечения данной древесной породы, ΣS_i — сумма площадей сечения всех древесных пород на пробной площади, а P — сомкнутость крон.

Растительность исследованного района представлена в основном сосновыми лесами, олиго- и мезотрофными сфагновыми болотами. Для дальнейшей работы было отобрано 20 описаний, относящихся к четырем растительным ассоциациям: 1) сосняк лишайниковый, 2) сосняк лишайниково-зеленомошный, 3) сосняк зеленомошный, 4) Carex limosa—Sphagnum majus. Эти ассоциации были отобраны так, что первые три из них примыкают друг к другу в экологическом ряду от наиболее сухих к заболоченным соснякам. Они имеют довольно много общих видов и связаны друг с другом переходными сообществами. Четвертая ассоциация резко отличается от них и экологическими условиями и флористическим составом. Она характерна для мочажин и топей олиготрофных сфагновых болот.

Для вычисления коэффициентов сопряженности Коула использованы данные о присутствии—отсутствии видов по всем 107 описаниям. В связи с тем, что при низкой встречаемости видов ошибка коэффициента сопряженности становится очень высокой, в обработку были включены виды, встреченные не менее чем в 10 описаниях. Всего в 107 описаниях было зарегистрировано 199 видов, из них в отобранных для данной работы описаниях встречается 84 вида. Сопряженности вычислялись для 58 видов. В связи с этим мы могли определять степень отсутствия лишь для части видов, встреченных в этих 20 описаниях, но среди них были все обильные и часто встречающиеся виды.

Для оценки различий между пробными площадями мы вычисляли расстояние в многомерном евклидовом пространстве, осями которого служат покрытия видов (Василевич, 1969). Эти расстояния для каждой пары описаний вычислялись двумя способами: 1) как обычно, покрытие всех отсутствующих видов приравнивалось к нулю; 2) с вычислением отрицательных покрытий для отсутствующих видов.

Определение отрицательного покрытия мы начинали с вычисления среднего значения коэффициента сопряженности Коула для каждого вида, отсутствующего на пробной площади, с видами, присутствующими на данной пробной площади. Для контроля вычисляли эти средние значения и для присутствующих видов. Так, например, в описании № 26 (сосняк лишайниковый) *Lusula pilosa* отсутствует, но средняя сопряженность ее с видами данного описания равна +0.45. Напротив, у *Sphagnum fallax* она равна —0.72, а у *S. papillosum* — даже —1.00. Это явно указывает на различную степень экологической близости данных видов с видами этого описания.

По аналогии с оценками положительного покрытия можно было бы и оценки отрицательного покрытия давать в интервале от 0 до 100%. Однако, как показала практика вычисления коэффициентов сопряженностей, в одном описании может быть до четырех отсутствующих видов, у которых средняя сопряженность с видами данного описания равна —1. Если таким видам придавать значения покрытия — 100%, то в сумме отрицательные покрытия будут в несколько раз превышать положительные. Такая ситуация не совсем удобна, если учесть довольно условный характер отрицательных покрытий. Положительным значениям покрытия нужно придать больший вес, принимая во внимание более объективную основу их определения. Мы приняли в качестве отправной точки, что сумма отрицательных покрытий видов мохово-лишайникового яруса не должна превышать 100%. Максимальное отрицательное покрытие должно быть приписано видам, имеющим средний коэффициент сопряженности с присутствующими видами —1, а так как подобных видов в одном описании может быть до четырех, максимальное отрицательное покрытие, мы приняли равным —25%. Но при каком же значении средней сопряженности мы будем приписывать отсутствующим видам покрытие, равное нулю? Хорошо известно, что межвидовые сопряженности, каким бы способом мы их не вычисляли, обычно не очень высоки. Кроме того, вычисление средних коэффициентов сопряженности с видами данного описания для присутствующих в нем видов показало, что этот коэффициент в ряде случаев может опускаться до +0.20. Приведем несколько примеров. В описании № 26 (сосняк лишайниковый) средняя сопряженность *Cladonia rangiferina* (покрытие 28%) равна +0.81, а у *Chamaenerium angustifolium* (покрытие 0.5%) — только +0.36. Отсюда мы пришли к заключению, что при средней сопряженности с присутствующими видами +0.20 и более условия для произрастания вида в данном сообществе вполне благоприятны, а его отсутствие можно считать случайным, поэтому мы придавали отрицательные значения покрытия тем видам, которые отсутствуют в сообществе и имеют среднюю сопряженность с присутствующими в нем видами от +0.20 до —1.00. При средней сопряженности более +0.20 покрытие отсутствующих видов считали равным нулю. Оценку покрытия (A) для отсутствующих видов находили по формуле

$$A = 0 \text{ при } \bar{C} \geqslant +0.20,$$

$$A = \frac{-25\%\,(0.20 - \bar{C})}{1.20} \text{ при } \bar{C} < +0.20,$$

где $\bar{C}$ — средняя сопряженность с видами данного описания.

Перед вычислением евклидовых расстояний из всех абсолютных величин покрытия извлекали квадратный корень (Василевич, 1969), для отрицательных покрытий у него оставляли знак минус. Таким образом, было дано отрицательное проективное покрытие всем отсутствующим видам в каждом из 20 описаний. Исключение составляли лишь виды, встретившиеся менее 10 раз во всей совокупности описаний. Для них степень отсутствия данным методом мы учесть не смогли.

Кроме абсолютных евклидовых расстояний, определяемых по формуле

$$D^2_{ij} = \sum_{k=1}^{n} (x_{ki} - x_{kj})^2,$$

где x_{ki}, x_{kj} — оценки покрытия k-го вида в сравниваемых описаниях i и j, мы определяли для каждой пары площадок максимально возможное расстояние. Без учета отрицательных покрытий оно равно

$$D^2_{(\max)ij} = \sum x^2_{ki} + \sum x^2_{kj},$$

а с учетом отрицательных покрытий

$$D^2_{(\max)\,ij} = \sum (x_{ki} - M)^2 + \sum (x_{kj} - M)^2,$$

где M — минимальное значение покрытия ($M = -25\%$). Отношение $D_{ij}/D_{(\max)\,ij}$ дает относительное расстояние D_{rel}. В. Г. Волкова (1969) определяла максимально возможное расстояние по формуле Σz_k^2, где $z_k = \max(x_{ki}, x_{kj})$, что дает меньшую величину.

Сравним вначале различия между описаниями, полученными обоими методами, внутри отдельных ассоциаций. Эти данные приведены в табл. 1. Мы видим, что средние абсолютные различия в пределах каждой ассоциации после учета отрицательного покрытия изменились очень слабо. Объясняется это тем, что, несмотря на варьирование видового состава описаний в пределах ассоциации, экологический состав сообществ меняется очень мало. В связи с этим средние сопряженности отсутствующего вида во всех описаниях ассоциации оказываются довольно близкими. Так, например, в 5 описаниях ассоциации сосняк лишайниково-зеленомошный *Ptilium crista-castrensis* имеет средние сопряженности с присутствующими видами, равные +0.24, +0.22, +0.23, +0.32, +0.40, и соответственно везде получает оценку покрытия, равную нулю, а *Sphagnum fallax* в этой ассоциации имеет средние сопряженности —0.74, —0.71, —0.69, —0.63, —0.63 и оценки его покрытия колеблются от —17 до —19%. Степень отсутствия вида во всех описаниях одной ассоциации примерно одинакова, а поэтому учет ее не сказывается серьезно на различиях между описаниями. Относительные расстояния D_{rel} в пределах ассоциаций при введении отрицательных оценок покрытия уменьшаются в 2—3 раза (табл. 2), что связано со способом вычисления $D_{\max}$.

ТАБЛИЦА 1

Средние абсолютные расстояния (D) внутри и между ассоциациями (в числителе — без учета отрицательного покрытия, в знаменателе — с отрицательным покрытием)

№ ассоциации	1	2	3	4
1	$\frac{4.29}{5.64}$	$\frac{7.21}{8.18}$	$\frac{10.59}{12.78}$	$\frac{15.50}{43.09}$
2		$\frac{5.45}{6.68}$	$\frac{7.72}{9.63}$	$\frac{16.77}{44.35}$
3			$\frac{6.38}{7.12}$	$\frac{16.17}{44.52}$
4				$\frac{5.17}{5.94}$

Примечание. № ассоциации: 1 — сосняк лишайниковый, 2 — сосняк лишайниково-зеленомошный, 3 — сосняк зеленомошный, 4 — Carex limosa—Sphagnum majus.

ТАБЛИЦА 2

Средние относительные расстояния (D_{rel}) внутри и между ассоциациями (в числителе — без учета отрицательного покрытия, в знаменателе — с отрицательным покрытием)

№ ассоциации	1	2	3	4
1	$\frac{0.27}{0.10}$	$\frac{0.42}{0.15}$	$\frac{0.63}{0.23}$	$\frac{1}{0.89}$
2		$\frac{0.30}{0.12}$	$\frac{0.43}{0.17}$	$\frac{1}{0.89}$
3			$\frac{0.36}{0.12}$	$\frac{1}{0.88}$
4				$\frac{0.34}{0.16}$

Примечание. Номера ассоциаций см. в табл. 1.

Иную картину мы получаем при введении отрицательных покрытий, сравнивая описания, относящиеся к разным ассоциациям. В этом случае учет отрицательных покрытий приводит к заметному и закономерному росту различий между описаниями (табл. 1). Это увеличение еще невелико при сравнении соседних в экологическом ряду ассоциаций, имеющих еще много общего во флористическом составе. В то же время становится гораздо более отчетливой разница между тремя ассоциациями сосняков и ассоциацией Carex limosa—Sphagnum majus, что соответствует нашим представлениям об экологическом сходстве и различии этих ассоциаций.

Относительные расстояния между ассоциациями также падают при введении отрицательных покрытий (табл. 2), и, что самое важное, теперь они несколько меньше единицы при сравнении лесных ассоциаций с ассоциацией Carex limosa—Sphagnum majus. Это свидетельствует о том, что при таких флористических и экологических различиях между ассоциациями вычисление евклидова расстояния еще имеет смысл, эта мера еще может реагировать на изменения в покрытии видов в сравниваемых ассоциациях. Хотя эти ассоциации не имеют ни одного общего вида, все же в их составе есть виды, которые встречаются вместе в каких-то других ассоциациях.

Введение отрицательного покрытия расширяет сферу применения евклидова расстояния как меры сходства растительных сообществ. Евклидовы расстояния, вычисленные обычным путем, перестают реагировать на изменение состава сообществ и покрытия видов, когда сравниваемые сообщества не имеют общих видов. После введения отрицательных покрытий евклидовы расстояния растут до тех пор, пока в составе сравниваемых сообществ имеются виды, экологические амплитуды которых перекрываются; благодаря этому виды, отсутствующие в одном из сравниваемых описаний, имеют среднюю сопряженность с присутствующими видами больше —1 и не максимально возможное отрицательное покрытие.

Предлагаемый нами метод дает возможность расширить сферу оправданного применения коэффициентов сходства и делает зависимыми эти коэффициенты не только от различий в обилии видов, но также и от различий в экологическом составе сообществ. Такие меры дают значительно более верное представление об отношениях сообществ и растительных ассоциаций друг к другу, чем методы, используемые в настоящее время.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Волкова В. Г. (1969). Детальные планы растительности и метод комплексной ординации. В кн.: Геоботаническое картографирование. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Любищев А. А. (1958). К методике количественного учета и районирования насекомых. — Austin M. P., I. Noy-Meir. (1971). The problem of non-linearity in ordination: experiments with two-gradient models. J. Ecol., 59, 3. — Beals E. W. (1973). Ordination: mathematical elegance and ecological naiveté. J. Ecol., 61, 1. — Cole La Mont C. (1949). The measurement of interspecific association. Ecology, 30, 4. — Dice L. R. (1945). Measures of the amount of ecological association between species. Ecology, 26, 3. — Gauch H. G. (1973a). The relationship between sample similarity and ecological distance. Ecology, 53, 3. — Gauch H. G. (1973б). A quantitative evaluation of Bray-Curtis ordination. Ecology, 54, 4. — Gauch H. G., R. H. Whittaker. (1972). Coenocline simulation. Ecology, 53, 3. — Howard-Williams B. C., B. H. Walker. (1974). The classification of a tropical African lake: classification and ordination of the vegetation of Lake Chilwa (Malawi). J. Ecol., 62, 3. — Jeglum J. K., C. F. Wehrhann, J. M. A. Swan. (1971). Comparison of enviromental ordination with principal component vegetational ordination for sets of data having different degrees of complexity. Can. J. Forest Research, 1, 2. — Lambert J. M., M. B. Dale. (1965). The use of statistics in phytosociology. Advances in Ecol. Research, 2. — Noy-Meir I., M. P. Austin. (1970). Principal component ordination and simulated vegetational data. Ecology, 51, 3. — Swan J. M. A. (1970). An examination of some ordination problems by use of simulated vegetational data. Ecology, 51, 1. — Whittaker R. H., H. G. Gauch. (1973). Evaluation of ordination techniques. In: Handbook of vegetation Science, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 VIII 1975.

УДК 58.08 : 631.175 : 633.2.03

Г. Д. Дымина

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ТРАВОСТОЯ В ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВАХ ПО ХОЗЯЙСТВЕННЫМ ГРУППАМ

G. D. DYMINA. METHOD OF DETERMINING ECONOMIC PRODUCTIVITY OF GRASS STAND IN MEADOW COMMUNITIES ACCORDING TO THE ECONOMIC GROUPS

Работа посвящена выявлению необходимого числа площадок для достоверного определения весового обилия разных хозяйственных групп растений на лугах Дальнего Востока. Рассматривается зависимость выявляемого показателя от различных условий: от абсолютного и относительного обилия хозяйственной группы, от мозаичности луга, от сроков учета и т. д. Даются рекомендации для практического использования.

При изучении лугов очень часто важно выявить качественный состав их травостоя. Для этого издавна применяется разделение трав на так называемые хозяйственные (или агроботанические) группы: злаки, осоковые, разнотравье, бобовые, хвощи и папоротники и т. д. Обилие каждой группы определяют разными методами, в том числе и весовым. Для этого скашивают травостой на площадках различной величины и формы и укос разбивают по установленным хозяйственным группам. При геоботанических исследованиях в определении размеров и числа закладываемых площадок нередко преобладает шаблон, лишенный какого-либо статистического обоснования. В ранее опубликованной нами работе (Дымина, 1971), посвященной методике определения общей хозяйственной продуктивности травостоя на лугах, уже указывались основные рекомендации по количеству закладываемых площадок, имеющиеся в литературе. Мы не повторяем их, так как число площадок и их форма, рекомендуемые для учета хозяйственных групп, обычно совпадает с таковыми для определения общей хозяйственной продуктивности. Ценные общие сведения, касающиеся разработки обсуждаемого вопроса, можно найти в работах Д. Браун (1957), В. И. Василевича (1969, 1972), П. Грейг-Смита (1967), И. В. Ларина (1966), В. М. Понятовской (1964) и других.

Цель настоящей статьи — дать статистическое обоснование числа закладываемых укосных площадок, установить хотя бы приближенно, какое количество площадок нужно закладывать при учете весового обилия основных хозяйственных групп растений на лугах Дальнего Востока, и выявить, какие факторы оказывают влияние на число закладываемых площадок. В работе рассматриваются укосные площадки лишь одного размера — 50×50 см; материалы по площадкам других размеров, а также по учету весового обилия отдельных видов пока не обработаны и будут публиковаться позже.

Сбор материала проводился в 1964—1972 гг. на территории Приморского края и Амурской области, на различных типах лугов. Несмотря на значительное разнообразие лугов, можно назвать доминирующие растения каждой хозяйственной группы. У злаков это *Calamagrostis langsdorffii* — крупное (80—150 см) корневищное растение; сам он больших кочек не образует, но может поселяться на отмирающих осоковых кочках. Среди осок доминируют *Carex minuta*, *C. appendiculata*, *C. schmidtii* — крупные (30—100 см) растения, образующие кочки. Группа разнотравья разнообразна, среди часто встречающихся видов можно назвать высокотравные (50—100 см) толстокорневищные (*Filipendula palmata*, *Sanguisorba parviflora*), крупные (30—80 см) длиннокорневищные (*Galium boreale*, *Artemisia integrifolia*, *A. stolonifera*, *Saussurea amurensis*) виды и более мелкие (до 50 см) короткокорневищные (*Geranium vlassovianum*) и кистекорневые (*Caltha membranacea*) растения. Среди бобовых чаще других встречаются *Lathyrus pilosus*, *Vicia amoena*, в группе папоротникообразных — небольшой папоротник *Dryopteris thelypteris* и длиннокорневищные хвощи — *Equisetum pratensis* и *E. silvaticum*.[1]

Описание дальневосточных лугов имеется в целом ряде работ (Корецкая, 1962; Куренцова, 1962; Ярошенко, 1962; Дымина, 1972, и др.). Краткое описание исследованных лугов дано ниже. Каждому лугу присвоен порядковый номер, под этими же номерами луга приводятся во всех таблицах статьи.

1. Дланевиднолабазниково-лангсдорфововейниковый луг, Амурская обл., ст. Кундур, долина р. Мутной, на сухой гриве. Нанорельеф не выражен, травостой равномерной высоты и густоты. Укос взят 18 VI 1969.
2. Луговотимофеечно-клеверный сеяный луг, Приморский край, с. Уссурка, долина р. Уссури, сухая грива. Нанорельеф и мозаичность травостоя не выражены. Укос взят 11 IX 1966.
3. Разнотравно-осоковый луг, Приморский край, с. Новонежино, долина р. Гамаюновой, низкая часть лощины. Нанорельеф представлен кочками по 3—6 на 1 м², высотой 10—15, диаметром 20—30 см. Укос взят 11—12 VII 1967.
4. Разнотравно-придатковоосоковый луг, Приморский край, с. Новополтавка, долина небольшого притока р. Большой Уссурки. Нанорельеф в виде осоковых кочек, которых больше, чем на вышеописанном (№ 3) лугу. Укос взят 20 VI 1964. Ранней весной, в апреле, на лугу выжжена ветошь.
5. Тот же тип луга, что описан под № 4, но ветошь на участке не выжигалась.
6. Придатковоосоково-разнотравный луг с соссюреей амурской, Приморский край, с. Новонежино, долина р. Гамаюновой, пологий склон лощины. Нанорельеф не выражен, но травостой неравномерный, соссюрея встречается группами. Укос взят 7—8 VI 1967.
7. Лангсдорфововейниково-придатковоосоково-разнотравный луг, местонахождение то же, что и луга № 4. Нанорельеф в виде расплывшихся невысоких кочек диаметром 40—50 см, травостой распределен неравномерно. Укос взят 21 VI 1964. Рано весной на лугу выжжена ветошь.
8. Такой же участок луга, как описанный под № 7, но ветошь на участке не выжигалась.
9. Дланевиднолабазниково-осоковый луг с преобладанием осоки Шмидта и мелкой, Амурская обл., ст. Кундур, долина р. Кундурки, низкая пойма. Нанорельеф в виде кочек различной величины. Укос взят 28 VI 1972.
10. Лангсдорфововейниково-разнотравно-осоковый луг, там же, центральная пойма. Много осоковых кочек со средней высотой 25 см. Укос взят 7 VII 1972.
11. Лангсдорфововейниковый закочкаренный луг, там же, низкая пойма. Кочки высотой 30—50 см занимают почти 50% площади. Травостой очень неравномерный, густой на кочках и редкий между ними. Укос взят 24 VI 1969.
12. Тот же тип луга, что описан под № 11, но укос на нем взят позже, 25 VIII 1969.

Изучаемые луга перечислены в порядке возрастания неравномерности распределения, мозаичности травостоя. Мозаичность определялась глазомерно, по выраженности «пятен», их размерам, равным чаще нескольким сантиметрам, редко метру в диаметре. Неоднородность травостоя изучаемых лугов связана в основном с выраженностью нанорельефа, образованного кочками с густой растительностью. Пространства между кочками покрыты редкой растительностью, иногда вообще лишены растений. Мозаичность дальневосточных лугов указанного типа подробно описана в ряде работ (Ярошенко, 1958, 1962; Дымина, 1968, 1970).

---

[1] Названия растений даны по «Определителю растений Приморья и Приамурья» (1966) Д. П. Воробьева, В. Н. Ворошилова, П. Г. Горового и А. И. Шретера.

Методика сбора и обработки материала была следующей. На выделенном и описанном участке луга брали укосы с площадок 50×50 см. Порядок закладки площадок систематический, примерно через 2 м друг от друга. Травостой срезали на высоте 1—2 см от поверхности почвы. В лаборатории укосы разбирали по хозяйственным группам и высушивали их до постоянного веса. Во всех таблицах приведен сухой вес укосов. Полученные при взятии укосов вариационные ряды подвергались статистической обработке с определением средней арифметической ($\bar{x}$), средней ошибки ($S_{\bar{x}}$), коэффициента вариации (V) и количества площадок (N), необходимого для получения результатов с заданной (желаемой) точностью, $N = V^2/P^2$. N вычислено для $P = 10\%$; при увеличении точности опыта до 5% N увеличивается в 4 раза, при уменьшении до 15% — уменьшается в 2.2 раза.

Проанализируем полученный нами материал и попробуем ответить на поставленные выше вопросы. Данные по учету различных хозяйственных групп приведены в табл. 1, обобщенные сведения по этим материалам имеются в табл. 2. Из последней таблицы видно, что для учета хозяйственных групп требуется большое количество площадок размером $^1/_4$ м^2. Для учета общей хозяйственной продуктивности на этих лугах в большинстве случаев достаточно 4—10 площадок. Для достоверного определения обилия хозяйственных групп число площадок надо увеличить до 30—500. Увеличение числа площадок неравномерно в разных хозяйственных группах. В меньшей степени оно возрастает при учете злаков и разнотравья (примерно в 4—7 раз), в большей степени — при учете бобовых и осоковых (примерно в 20—70 раз). Значительное возрастание необходимого числа повторностей у последних групп обусловливается разными причинами. Осоковые очень неравномерно распределены, при этом при учете с помощью площадок размером $^1/_4$ м^2 часть их попадает между кочками и характеризуется очень малым обилием растений, а попавшие на кочки имеют чрезвычайно большое обилие. Бобовые на большинстве дальневосточных лугов являются очень малообильной группой (на изучаемых нами естественных лугах участие их равно 1%), при закладке квадратов они попадают лишь на немногие из них или встречаются на всех площадках, но имеют очень большую разницу в весе (на одних площадках — взрослые особи, на других — ювенильные), это сильно увеличивает коэффициент вариации.

Относительно малая обильность (не более 6% от общего сухого веса) и довольно большое N характерны и для группы папоротникообразных. Злаки, представленные в основном вейником Лангсдорфа, распределены по площади более равномерно и в большинстве случаев являются относительно обильной группой. То же можно сказать и о разнотравье. Эта группа образована многими видами, неравномерность распределения отдельных видов может быть разного типа, и это обеспечивает более равномерное распределение группы в целом. Таким образом, анализ обобщенной табл. 2 показывает, что необходимое число повторностей для определения обилия хозяйственных групп травостоя зависит от равномерности их распределения в фитоценозе, а также от их обилия. Малое обилие при обычно принятых размерах учетных площадок — $^1/_4$ м^2—1 м^2—обусловливает высокий коэффициент вариации среднего веса. Из сказанного следует, что нельзя выявить универсальное число площадок для каждой хозяйственной группы, пригодное для различных лугов.

Переходим к последовательному, более глубокому анализу данных по отдельным хозяйственным группам. В группе злаков (табл. 1) для достоверного определения хозяйственной продуктивности на разных типах лугов требуется неодинаковое число повторностей. При точности опыта 10% необходимое число повторностей N колеблется от 6 до 63. Какие же факторы обусловливают эти колебания? Можно заметить, что имеется некоторая связь между абсолютной величиной $\bar{x}$ и N (луга №№ 12, 1, 5, 9). Эта зависимость является весьма нестрогой, и при почти полном равенстве средних арифметических можно наблюдать большое расхожде-

ТАБЛИЦА 1

Данные статистической обработки укосов по различным хозяйственным группам на площадках 50×50 см

№ луга	n	$\bar{x}$, %	$S_{\bar{x}}$	V, %	N при $P = 10\%$
Злаки					
12 *	40	90 (150.14) **	9.54	40	16
1	14	74 (55.17)	6.40	42	17
11	40	65 (64.94)	6.33	62	38
2	20	51 (18.65)	0.35	8	1
8	10	38 (18.92)	2.12	34	11
7	10	24 (14.66)	1.24	25	6
10	11	15 (15.69)	3.94	80	63
4	10	14 (7.15)	0.97	41	17
5	10	14 (6.38)	1.13	53	28
9	30	8 (5.64)	0.77	74	54
6	100	5 (2.77)	0.16	58	34
3	100	5 (6.17)	0.48	78	60
Осоковые					
3	100	70 (77.91)	2.51	32	10
9	30	68 (47.55)	3.24	37	13
4	10	44 (22.83)	3.14	41	17
5	10	44 (20.48)	3.17	46	22
10	11	43 (44.49)	11.49	82	67
7	10	36 (21.95)	3.62	50	25
8	10	29 (14.74)	1.57	32	10
6	100	29 (15.57)	0.71	45	21
11	40	26 (26.43)	4.10	98	96
1	14	7 (4.91)	2.91	213	455
12	40	4 (7.29)	2.80	243	591
Разнотравье					
6	100	58 (31.10)	1.18	38	14
5	10	37 (17.27)	2.47	43	18
7	10	37 (22.45)	3.67	49	24
10	11	37 (38.71)	6.91	56	32
4	10	36 (18.56)	2.87	46	22
8	10	30 (14.89)	1.20	24	6
9	30	24 (17.12)	2.03	64	41
3	100	21 (23.41)	1.11	47	23
1	14	19 (13.59)	4.20	111	124
11	40	8 (8.01)	1.70	134	180
2	20	8 (2.80)	0.45	74	55
12	40	6 (10.09)	1.53	96	92
Бобовые					
2	20	42 (15.25)	0.62	19	4
6	100	2 (0.97)	0.06	64	40
3	100	1 (1.05)	0.08	79	62
11	40	1 (0.35)	0.09	161	258
10	11	1 (0.69)	0.41	188	354
4	10	1 (0.40)	0.34	254	644
7	10	1 (0.74)	0.73	298	885
5	10	1 (0.15)	0.16	316	1000
8	10	1 (0.02)	0.01	211	444
12	40	1 (0.61)	0.23	241	579
1	14	1 (0.17)	0.11	239	573
Папоротникообразные					
6	100	6 (3.06)	0.22	70	50
4	10	5 (2.59)	0.59	68	46
10	11	4 (4.60)	1.35	93	86
5	10	4 (1.65)	0.77	140	195
3	100	3 (2.92)	0.18	62	39
8	10	3 (1.43)	0.69	145	209
7	10	2 (1.28)	0.51	119	142

* Описание лугов и условные обозначения см. в тексте, стр. 54.

** В скобках — $\bar{x}$ в г.

ТАБЛИЦА 2

Сравнение числа повторностей (N), требуемых для получения достоверных данных при P=10% по разным хозяйственным группам растений

(среднее по 11 различным типам лугов на площадках 50×50 см)

Хозяйственная группа	$\bar{x}$, г	Границы изменчивости (лимиты) $\bar{x}$, г	N	Границы изменчивости (лимиты) N
Злаки	32.0	2.77—150.14	31	6—63
Разнотравье	20.0	8.01—38.71	52	6—180
Осоковые	28.0	4.91—77.91	121	10—591
Папоротникообразные	2.5	1.28—4.60	107	39—209
Бобовые	0.5	0.02—1.05	484	40—1000

Примечание. Представители первых трех хозяйственных групп встречены на всех 11 лугах, бобовые — на 10, папоротникообразные — на 7. Всего изучено 12 лугов, один из них (с подсевом трав) в этой таблице не учтен.

ние в числе повторностей (луга №№ 7, 10). Чаще проявляется обратная зависимость — между процентом относительного участия злаков в общем весе высушенного укоса и числом повторностей. Тенденцию увеличения числа N при уменьшении $\bar{x}$, а особенно при уменьшении относительного участия злаков в травостое можно объяснить тем, что массовые виды (в нашей группе основным злаком является вейник Лангсдорфа), виды-эдификаторы, занимают в пределах фитоценоза обычно не какие-то узкие экологические и фитоценотические микрониши, а целый набор их, и это приводит к более равномерному распределению группы в травостое и в связи с этим — к снижению необходимого для учета числа повторностей.

Указанная закономерность иногда нарушается фактором другого порядка. Установлено (Дымина, 1971), что на лугах Дальнего Востока при определении общей хозяйственной продуктивности большое влияние на достоверное число повторностей оказывает мозаичность травостоя, обычно связанная с нанорельефом. Этот же фактор является весьма существенным и при учете злаков. Он и вызывает нарушение указанной выше первой закономерности (табл. 3). Именно поэтому на вейниковом закочкаренном лугу № 11, несмотря на большое абсолютное и относительное участие злаков в травостое, N остается таким высоким (38). Этот луг расположен на низкой пойме, периодически заливается, в некоторые годы временные водотоки, пересекающие луг, остаются вообще лишенными растительности. Наблюдения, проводившиеся за лугом в течение нескольких лет, показали, что в зависимости от количества летних осадков он резко меняет свой облик. Происходит смена доминантов по годам (кочкообразующие осоки $\rightleftarrows$ вейник Лангсдорфа). При сильном летнем заливании луга (увлажнение избыточное, проточное) вейник вытесняет осоки и поселяется на кочках, оставшихся от них. Условия развития на кочках несколько лучше, чем в глубоких понижениях между ними, залитых водой. На лугах с ровным травостоем даже при небольшом обилии злаков N может быть иногда и невысоким (табл. 3, луга №№ 4 и 8).

Таким образом, требуемое число повторностей в хозяйственной группе злаков обратно пропорционально абсолютному и относительному участию их в травостое, прямо пропорционально степени мозаичности травостоя и нанорельефа. То же наблюдается и в других хозяйственных группах (табл. 3). Некоторые отступления от выявленных закономерностей, вероятно, обусловлены какими-то другими, не определенными нами факторами. Кроме того, следует учесть, что мозаичность определялась в целом для всего травостоя, а не отдельно для каждой хозяйственной группы: при этом естественно, что группы с малым обилием отходили на второй план. По сути дела само N является показателем равномерности распределения хозяйственной группы. Четкая зависимость между обилием хо-

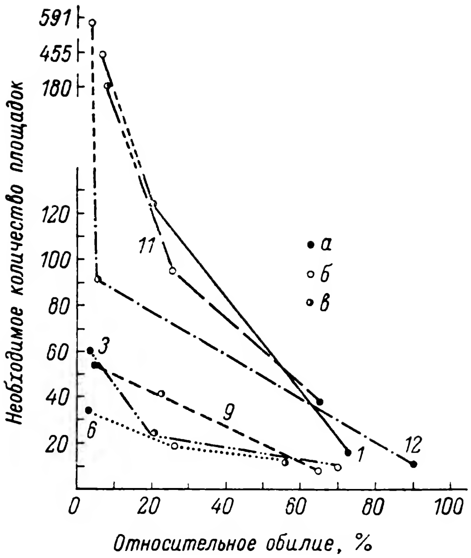
ТАБЛИЦА 3

Влияние мозаичности, абсолютного и относительного обилия на необходимое число повторностей (N) при $P = 10\%$ на площадках размером $^1/_4$ м² в различных хозяйственных группах

№ луга	Злаки						Осоковые					Разнотравье			
	N	100—80	79—60	59—40	39—20	19—0	N	79—60	59—40	39—20	19—0	N	59—40	39—20	19—0
1	17	—	$\frac{74}{55.17}$	—	—	—	455	—	—	—	$\frac{7}{4.91}$	124	—	—	$\frac{19}{13.59}$
2	1	—	—	$\frac{51}{18.65}$	—	—	—	—	—	—	—	55	—	—	$\frac{8}{2.80}$
3	60	—	—	—	—	$\frac{5}{6.17}$	10	$\frac{70}{77.91}$	—	—	—	23	—	$\frac{21}{23.41}$	—
4	17	—	—	—	—	$\frac{14}{7.15}$	17	—	$\frac{44}{22.83}$	—	—	22	—	$\frac{36}{18.56}$	—
5	28	—	—	—	—	$\frac{14}{6.38}$	22	—	$\frac{44}{20.48}$	—	—	6	—	$\frac{30}{14.89}$	—
6	34	—	—	—	—	$\frac{5}{2.77}$	21	—	—	$\frac{29}{15.57}$	—	14	$\frac{58}{31.10}$	—	—
7	6	—	—	—	$\frac{24}{14.66}$	—	25	—	—	$\frac{36}{21.95}$	—	24	—	$\frac{37}{22.45}$	—
8	11	—	—	—	$\frac{38}{18.92}$	—	10	—	—	$\frac{29}{14.74}$	—	6	—	$\frac{30}{14.89}$	—
9	54	—	—	—	—	$\frac{8}{5.64}$	13	$\frac{68}{47.55}$	—	—	—	41	—	$\frac{24}{17.12}$	—
10	63	—	—	—	—	$\frac{15}{15.69}$	67	—	$\frac{43}{44.49}$	—	—	32	—	$\frac{37}{38.71}$	—
11	38	—	$\frac{65}{64.94}$	—	—	—	96	—	—	$\frac{26}{26.43}$	—	180	—	—	$\frac{8}{8.01}$
12	16	$\frac{90}{150.14}$	—	—	—	—	591	—	—	—	$\frac{4}{7.29}$	92	—	—	$\frac{6}{10.09}$

Примечание. Относительное обилие — цифры в головке таблицы (в %). Над чертой — относительное обилие, под чертой — абсолютное обилие (в г). Луга расположены в порядке возрастания мозаичности.

зяйственной группы и N прослеживается на лугах №№ 1—3, 6, 9, 11 и 12 (см. табл. 3), она наглядно отражена и на рисунке.



Зависимость между относительным обилием хозяйственных групп и количеством площадок, необходимых для учета их на лугах №№ 1, 3, 6, 9, 11 и 12 (цифры на рисунке).

а — злаковые; *б* — осоковые; *в* — разнотравье.

На нужное число укосных площадок оказывают влияние и сезонные изменения фитоценозов. Они приводят к перестройке соотношений хозяйственных групп и, следовательно, к изменению величины N. Явление такого рода мы наблюдали на лугах №№ 11 и 12, которые относятся к одному типу; укосы брали на первом лугу 24 VI, на втором — 25 VIII. Требуемое число площадок для определения обилия злаков упало с 38 до 16. Это объясняется тем, что составляющий основу злакового травостоя вейник Лангсдорфа — поздний злак, надземная масса которого возрастает от первого учета до второго более чем в 2 раза, в соответствующее число раз падает N. Обратная картина наблюдается в группе осоковых. Рано вегетирующие представители этой группы во вторую половину лета угнетаются развившимся вейником, и обилие их падает.

Проделанная работа позволяет сделать следующие выводы.

1. Для достоверного учета хозяйственных групп растений на лугах требуется больше площадок, чем для учета общей хозяйственной продуктивности. Нужное количество площадок неодинаково для различных хозяйственных групп. На дальневосточных лугах для учета злаков и разнотравья требуется меньше площадок, для учета осоковых, папоротникообразных — больше и особенно много — для учета бобовых. На число повторностей оказывают влияние следующие факторы: а) характер роста и распространения по площади доминирующих растений хозяйственных групп, выраженность на лугу нанорельефа и мозаики травостоя; б) абсолютное и относительное весовое обилие хозяйственных групп; в) характер и интенсивность изменения обилия хозяйственной группы в течение вегетационного периода.

2. На сырых лугах Дальнего Востока с доминированием вейника Лангсдорфа, кочкообразующих осок и различных видов разнотравья при определении весового обилия хозяйственных групп желательно учитывать следующие рекомендации. Для достоверного определения (при $P=10\%$) злаков и разнотравья при весовом обилии их в травостое более 20% нужно закладывать от 5 до 40 площадок размером $^1/_4$ м^2 в зависимости от уровня обилия и равномерности распределения групп по лугу. При обилии менее 20% и на лугах с выраженной мозаичностью площадок требуется больше; для учета злаков — до 60—70, разнотравья — до 100 и более. Для достоверного определения осоковых при весовом обилии более 20% требуется, в зависимости от обилия и равномерности распределения группы по фитоценозу, от 10 до 90 площадок. Для получения достоверных данных при меньшем обилии нужно закладывать несколько сотен площадок. Выраженность мозаики (степень равномерности распределения) у видов, принадлежащих к одной хозяйственной группе, при известном навыке нетрудно определить глазомерно.

Обилие папоротникообразных и бобовых на естественных лугах Дальнего Востока не превышает 1—6% от сухого веса укоса. Для достоверного учета требуется очень большое количество площадок: для папоротникообразных — 50—200, для бобовых — 50—1000, чаще — несколько сотен. Учет весового обилия у бобовых и папоротникообразных, а при малом обилии и у осоковых очень трудоемок и практически невозможен. Их участие целесообразнее определять глазомерно.

ЛИТЕРАТУРА

Браун Д. (1957). Методы исследования и учета растительности. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. Ботаника (Итоги науки и техники), 1. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Дымина Г. Д. (1968). Динамика луговых микрогруппировок и сообществ Приморья. Материалы по динамике растительного покрова. — Дымина Г. Д. (1970). Мозаичность луговых сообществ Приамурья и ее динамика. В сб.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. — Дымина Г. Д. (1971). Методика определения хозяйственной продуктивности травостоя в луговых сообществах. Бот. ж., 56, 6. — Дымина Г. Д. (1972). Основные типы лугов Хинганского заповедника. Ботанический сборник. — Корецкая Л. А. (1962). Природные условия и естественные кормовые ресурсы бассейна Амура. — Куренцова Г. Э. (1962). Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий. — Ларин И. В. (1966). О методике изучения биологической и хозяйственной продуктивности сенокосов и пастбищ. Вестн. с.-х. наук, 12. — Понятовская В. М. (1964). Учет обилия и характер размещения растений в сообществе. В кн.: Полевая геоботаника, 3. — Ярошенко П. Д. (1958). К изучению горизонтального расчленения растительного покрова. Бот. ж., 43, 3. — Ярошенко П. Д. (1962). Сенокосы и пастбища Приморского края.

Благовещенский
государственный педагогический институт.

Получено 21 V 1974 г.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4 : 581.14 : 582.852

Р. А. Удалова

МОРФОГЕНЕЗ ПРОРОСТКОВ ЭПИФИТНЫХ КАКТУСОВ РОДОВ *RHIPSALIS, LEPISMIUM* И *EPIPHYLLOPSIS* (СЕМ. *CACTACEAE*)

R. A. UDALOVA. MORPHOGENES OF SEEDLINGS OF EPIPHYTIC CACTUSES OF THE GENERA *RHIPSALIS, LEPISMIUM* AND *EPIPHYLLOPSIS* (*CACTACEAE*)

Изучен морфогенез проростков эпифитных кактусов 16 видов из 3 родов: *Rhipsalis*, *Lepismium*, *Epiphyllopsis*. По форме семядолей выделены две группы проростков: 1) с редуцированными сочными, шиловидными семядолями и 2) с плоскими листовидными семядолями. По морфологии главного стебля выделены также две группы: 1) с 3—5-гранными ювенильными стеблями — тип cereus и 2) с плоскими листовидными ювенильными стеблями — тип rhipsalis. Вторая группа рассматривается как более продвинутая. Строение семядолей, гипокотиля и морфогенез главного стебля у представителей *Rhipsalis* дают основание считать, что в трибе *Hylocereeae* Backeb. они являются эволюционно более продвинутыми. Основываясь на данных морфогенеза проростков эпифитных кактусов, автор присоединяется к взглядам исследователей, придерживающихся мнения о вторичности их происхождения, о том, что они произошли от цереусов с тонкими стелющимися или свисающими стеблями.

Изучение онтогенеза кактусов представляет как теоретический, так и практический интерес при выращивании их в оранжерейных условиях. Большинство исследователей кактусов (Dillenius, 1732; Gaertner, 1788—1807; Turpin, 1830; Pfeiffer, 1837; Pfeiffer, Otto, 1843, 1846—1850; Lemaire, 1839; Miquel, 1841; Lubbock, 1892; Bernard, 1966) рассматривали лишь самые начальные фазы их развития, а именно фазу проростка. Наиболее полную картину онтогенеза некоторых видов кактусов дали Гебель (Goebel, 1889), Ганонг (Ganong, 1898), Вайсе (Weisse, 1931), Буксбаум (Buxbaum, 1951—1955). Работ, касающихся морфогенеза эпифитных кактусов, очень мало. Особого внимания заслуживает исследование Ирмиша (Irmisch, 1876) о морфогенезе *Rhipsalis cassutha*. Поэтому мы сочли целесообразным исследовать развитие некоторых эпифитных кактусов. Эта задача представляла интерес также и потому, что до настоящего времени положение эпифитных родов кактусов в системе семейства является спорным.

Эпифитные кактусы относятся к *Cereoideae* — одному из трех подсемейств обширного семейства *Cactaceae*. Для *Cereoideae* (в отличие от подсемейств *Pereskioideae* и *Opuntioideae*) характерна полная редукция листьев.

Одни систематики (Berger, 1926; Backeberg, 1958) помещают эпифитные роды в начале подсем. *Cereoideae*, считая их более примитивной группой; другие (Britton, Rose, 1919—1923) — в конце трибы *Cereeae*, а Буксбаум и Хант (Buxbaum, 1951, т. I; Hunt, 1967) — в середине трибы *Cacteae*.

Мы изучали проростки 16 видов, относящихся к 3 родам *Cereoideae*. Работа проводилась в оранжереях Ботанического института (БИН) АН СССР в Ленинграде. Семенной материал был получен из ботанических садов Палермо и Франкфурта-на-Майне, из частных зарубежных фирм, использовались также семена репродукции Ботанического сада БИНа. При оранжерейной культуре кактусы в весенне-летний период (апрель—август) содержатся в условиях достаточного увлажнения при температуре от 20 до 30°. В это время они активно вегетируют. С сентября по февраль кактусы находятся при пониженной освещенности; их содержат в относительно сухих условиях (при очень слабом поливе) при температуре 8—12°. В этот период они находятся в состоянии относительного покоя (у них отсутствует видимый рост).

Проростки изучались под микроскопом МБС-1. Промежутки между взятием образцов составляли 5—7 дней. Большую помощь в работе мне оказал Ф. С. Пилипенко, за что я приношу ему большую благодарность.

К числу широко известных эпифитных кактусов относятся рипсалисы — виды *Rhipsalis* Gaertn. В роде насчитывается около 60 видов, все они — обитатели тропических дождевых лесов Мексики, Центральной и Южной Америки, островов Карибского моря. Один вид встречается в тропической Африке, куда он, по-видимому, был занесен человеком или птицами. По форме стебля систематики выделяют 4 подрода: *Eurhipsalis* — стебли в поперечном сечении округлые с незначительным щетинистым опушением; *Ophiorhipsalis* — стебли в поперечном сечении округлые с ярко выраженным щетинистым опушением; *Goniorhipsalis* — стебли ребристые или крыловидные; *Phyllorhipsalis* — стебли уплощенные, листовидные. Изучались проростки некоторых видов 3 подродов; *Ophiorhipsalis* не исследовался ввиду отсутствия материала.

Прежде чем перейти к описанию морфогенеза изученных видов, следует пояснить некоторые термины и особенности морфологического строения кактусов.

Верхушечный рост кактусов происходит за счет апикальной меристемы. На апексе побега закладываются листовые примордии, дифференцирующиеся на пластинку и основание листа. У подавляющего большинства кактусов пластинка листа в дальнейшем не развивается и является, таким образом, рудиментарной и эфемерной. Так, например, у *Echinocereus reichenbachii* она не превышает 100 мкм в длину и не имеет сосудов. Клетки основания листа, напротив, усиленно делятся и разрастаются, в результате чего на стебле кактуса образуются сосочки и ребра. Вероятно, в образовании сосочков и ребер принимает участие и листовое подножие,[1] которое принадлежит как стеблю, так и листу. Пазушные почки у кактусов носят название ареол. Они появляются в пазухе листовых примордиев очень рано. Меристема ареолы в течение многих лет остается жизнеспособной, продуцируя колючки, волоски, вегетативные («детки») и генеративные побеги. Колючки кактусов представляют собой видоизмененные листовые органы и рассматриваются в качестве гомологов почечных чешуй (Kaufmann, 1859; Goebel, 1889; Boke, 1941, 1944, 1951).

Семена рипсалисов мы высевали в апреле. Первые всходы появлялись на 8—11-й день. Нами выделены 2 типа проростков. Для первого характерны сочные маленькие шиловидные семядоли и сочный гипокотиль. К этому типу относятся проростки *R. burchellii* Britt. et Rose,[2] *R. mesembryanthemoides* Haw., *R. shaferi* Britt. et Rose, *R. suareziana* Web., *R. teres* Steud., *R. virgata* Web. (подрод *Eurhipsalis*), проростки *R. micrantha* DC. и *R. tonduzii* Web. (подрод *Goniorhipsalis*), а также проростки *R. roseana* Berger (подрод *Phyllorhipsalis*) (рис. 1 и 3). Проростки этих видов по морфологии мало различаются (см. таблицу). К этому же типу относятся проростки *R. cassutha* Gaertn., *R. crispata* Pfeiff. и *R. capilliformis* Web.

Ко второму типу мы отнесли двух представителей подрода *Phyllorhipsalis* — *R. purpusii* Web. и *R. coriacea* Polak., для которых характерны более широкие, листовидные семядоли и более тонкий гипокотиль (рис. 4).

---

[1] Термин принадлежит Луи (Louis, 1935).

[2] Латинские названия растений приводятся по монографии Бакеберга (1958—1962).

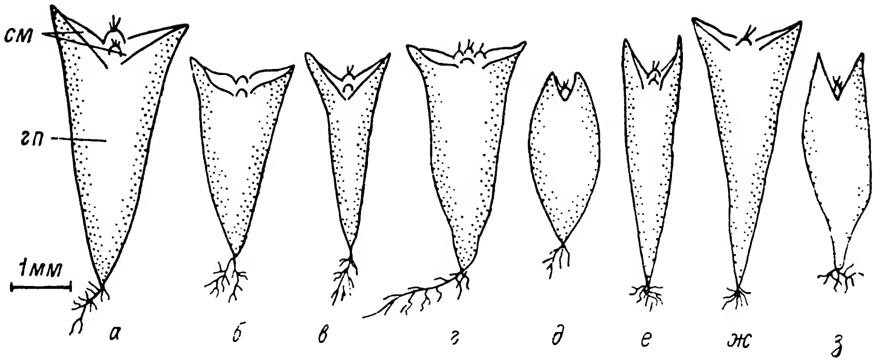


Рис. 1. Проростки видов *Rhipsalis*.

а — *R. burchelii*; *б* — *R. mesembryanthemoides*; *в* — *R. shaferi*; *г* — *R. suareziana*; *д* — *R. teres*; *е*— *R. virgata*; *ж* — *R. micrantha*; *з* — *R. tonduzii*; *см* — семядоли; *гп* — гипокотиль.

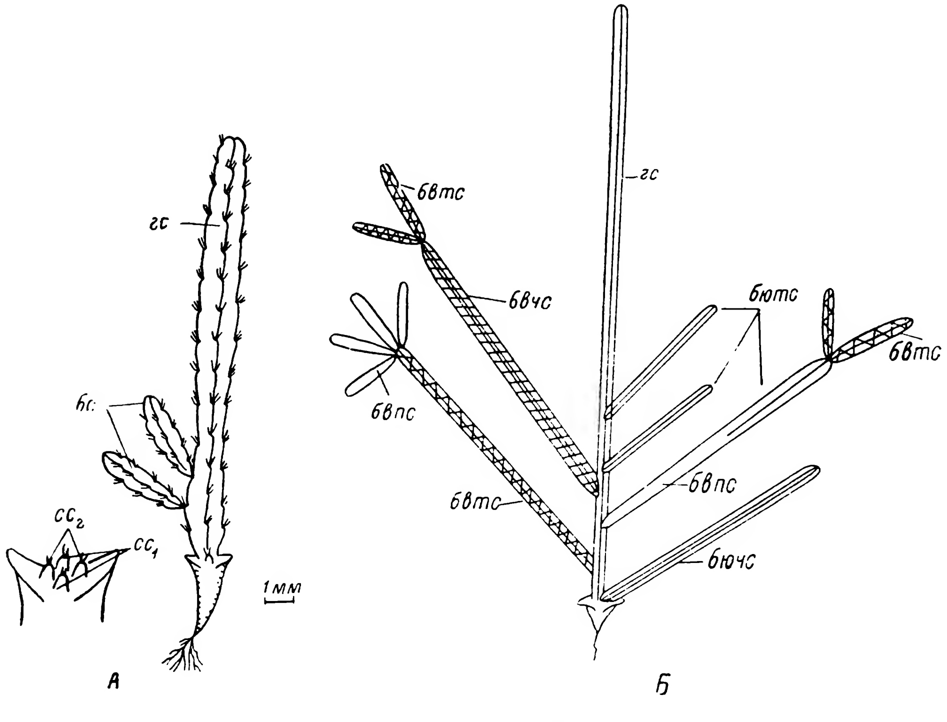


Рис. 2. Развитие проростка *Rhipsalis micrantha*.

А — проросток в возрасте 1.5 лет; *Б* — схема ветвления; *бвпс* — боковой взрослый плоский стебель; *бвтс* — боковой взрослый трехгранный стебель; *бвчс* — боковой взрослый четырехгранный стебель; *бс* — боковой стебель; *бютс* — боковой ювенильный трехгранный стебель; *бючс* — боковой ювенильный четырехгранный стебель; *гс* — главный стебель; *сс*$_1$ — первая пара сосочков; *сс*$_2$ — вторая пара сосочков.

Развитие стебля у сеянцев *Rhipsalis* начинается с появления двух сосочков, расположенных супротивно к паре семядолей. Сосочки, как мы отметили выше, представляют собой разросшиеся основания листьев. Затем появляется вторая пара сосочков, расположенная крест-накрест по отношению к первой. На вершине каждого сосочка находится ареола.

Дальнейшее развитие сеянцев рипсалисов неодинаково у разных подродов. По характеру образования главного стебля можно выделить 2 группы. К первой относятся виды подродов *Eurhipsalis* и *Goniorhipsalis*, имеющие во взрослом состоянии округлые или ребристые стебли; ко второй — виды подрода *Phyllorhipsalis*, для которых характерны плоские листовидные стебли.

Развитие сеянцев первой группы рипсалисов нами изучено более подробно на примере *R. micrantha*, которому во взрослом состоянии свой-

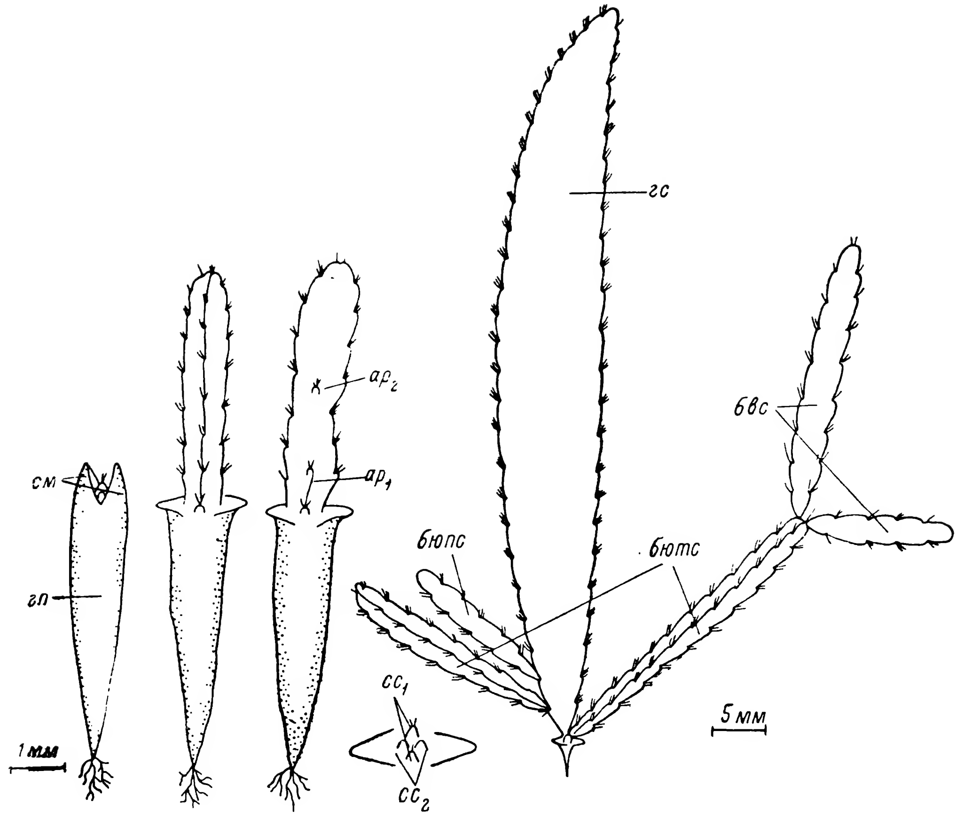


Рис. 3. Развитие проростка *Rhipsalis roseana*.

ар$_1$ и *ар*$_2$ — одиночные ареолы на недоразвитой грани; *бвс* — боковой взрослый стебель; *бюпс* — боковой ювенильный плоский стебель; *бютс* — боковой ювенильный трехгранный стебель; *гп* — гипокотиль; *гс* — главный стебель; *см* — семядоли; *сс*$_1$ — первая пара сосочков; *сс*$_2$ — вторая пара сосочков.

ственны трех-пятигранные, а иногда плоские стебли. После образования четырех сосочков у сеянцев развивается четырехгранный стебель, напоминающий в миниатюре стебель кактуса *Cereus* (рис. 2, *А*). На одной парастихе располагаются ареолы 1, 5, 9; 2, 6, 10; 3, 7,11; 4, 8, 12 и т. д. Наряду с четырехгранными стеблями некоторые сеянцы образуют трехгранные, начало которым дают первые три сосочка. Ювенильные побеги отличаются от взрослых: ареолы их сближены, расстояние между двумя ближайшими ареолами составляет 2—4 мм. В каждой ареоле имеется от 3 до 5—11 тонких волосовидных колючек. Рудиментарные листья, характерные для взрослых растений (они располагаются в ареоле в виде маленьких чешуек), у сеянцев отсутствуют. На это указывал Ирмиш (Irmisch, 1876) для *R. cassutha*. Главный стебель у рипсалисов этой группы начинает ветвиться, как правило, на второй год жизни и реже — в конце первого вегетационного периода. Боковые ювенильные стебли развиваются первоначально из нижних ареол. Они ничем не отличаются от главного стебля, имеют вид четырехгранного цереуса (рис. 2, *А*). Взрослые стебли появляются на второй-третий год жизни, вначале из нижних ареол, а в дальнейшем преобладающим становится акротонический тип ветвления. У взрослых побегов резко увеличивается расстояние между ареолами, так, у *R. micrantha* оно достигает 18—20 мм (вместо 2—4 мм у ювенильных побегов). Одновременно уменьшается число колючек в ареоле (1—4 вместо 5—11) и становится отчетливо видна розовая чешуйка (рудиментарный лист). У сеянцев *R. micrantha* мы наблюдали также в процессе развития постепенный переход от ювенильных стеблей к взрослым и наоборот. Так, например, взрослый плоский стебель в верхней растущей части становится трехгранным ювенильным (рис. 2, *Б*). С образованием боль-

Сравнительная характеристика проростков (в мм) некоторых видов *Rhipsalis* в возрасте 1—2 недель

Подроды	Вид	Гипокотиль		Семядоли	
		длина	ширина	длина	ширина
Phyllorhipsalis	*R. coriacea*	5—7	0.5	Разновеликие, 1-я около 4, 2-я около 5	4—5
	R. crispata	5	2	1	0.8
	R. purpusii	9—13	1—3	Разновеликие, 1-я —5, 2-я —4	2—3.5
	R. roseana	5.5	1	1	0.5
Goniorhipsalis	*R. micrantha*	4	2	1.3	0.5
	R. tonduzii	3	1	1	0.5
Eurhipsalis	*R. cassutha*	6	0.8	1	1
	R. burchellii	4—5	1—2	1	1
	R. mesembryanthemoides	2.5	1.5	1	0.5
	R. shaferi	2.5	1	1.5	0.5
	R. teres	2.5	1.3	0.5—0.8	0.5
	R. suareziana	4	1.3	1	Около 1
	R. virgata	3—4	1	1	0.5—0.8

шого числа боковых ветвей рост главного стебля замедляется или прекращается совсем.

Подобно *R. micrantha* развиваются проростки у *R. virgata*, *R. teres*, *R. suareziana*, *R. burchellii*, *R. shaferi*, *R. capilliformis*, с той лишь разницей, что взрослые стебли у этих видов не ребристые, а округлые в поперечном сечении.

Развитие сеянцев второй группы рипсалисов можно проследить на примере *R. soseana*, *R. purpusii* и *R. coriacea* (подрод *Phyllorhipsalis*). Взрослые стебли последних двух видов плоские с округлым основанием, а у *R. roseana* наряду с плоскими образуются также трех-четерехгранные или почти крылатые стебли. На этом основании Бергер (Berger, 1926) относил *R. roseana* к другому подроду — *Goniorhipsalis*. Первые фазы развития у этих видов такие же, как и у видов первой группы: между семядолями образуются 4 сосочка с ареолой на вершине каждого. В ареоле появляются вначале 1—2 тонкие белые колючки, число которых постепенно увеличивается (у *R. purpusii* до 4—6, у *R. roseana* — до 5—10). В дальнейшем ареолы располагаются только в одной плоскости (параллельно семядолям) и образуется билатеральный побег (рис. 3 и 4, *А*, *Б*). У некоторых сеянцев *R. roseana* наряду с плоскими стеблями развиваются трехгранные или переходного типа (рис. 3). В последнем случае третья грань представлена лишь ареолами ap_1 и ap_2. Боковые побеги появляются на второй-третий год (*R. purpusii*, *R. roseana*), а у сеянцев *R. coriacea* — в возрасте от трех-пяти месяцев. Характер ветвления здесь такой же, как и у рипсалисов первой группы, т. е. первоначально ветвление базитоническое. Побеги I—III порядков появляются у этих рипсалисов почти одновременно, с разницей в 3—5 дней. Взрослые стебли развиваются у *R. coriacea* на второй год жизни, а у *R. roseana* — на четвертый. Они отличаются от ювенильных меньшим числом колючек или их отсутствием, бóльшим расстоянием между ареолами, наличием в ареолах чешуевидных рудиментарных листьев. Одновременно с образованием взрослых боковых стеблей, а иногда и раньше рост главного замедляется, а затем совсем прекращается. В это время происходит усыхание семядолей.

Таким образом, по морфологии главного стебля проростков можно выделить 2 типа рипсалисов: 1) тип cereus,[3] характеризующийся трех-

---

[3] Этот термин заимствован у Гебеля (Goebel, 1889).

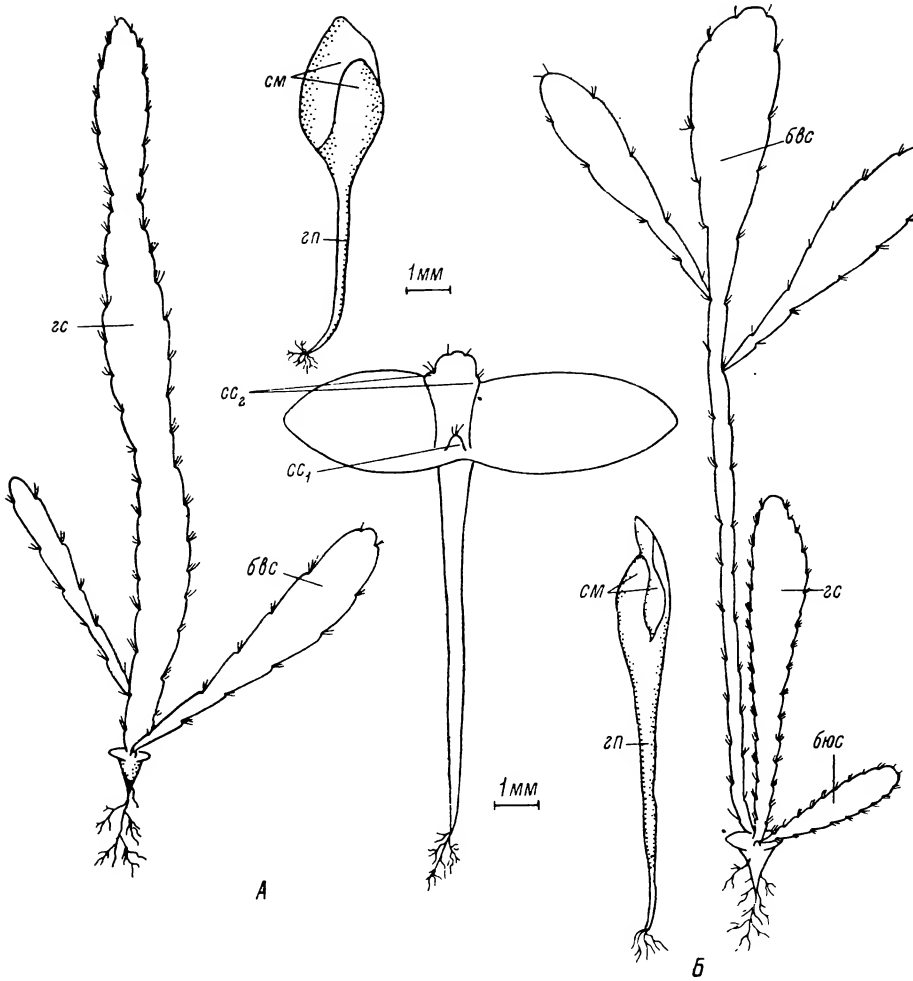


Рис. 4. Развитие проростков видов *Rhipsalis*.

А — *R. purpusii*; *Б* — *R. coriacea*; *бвс* — боковой взрослый стебель; *бюс* — боковой ювенильный стебель; *гп* — гипокотиль; *гс* — главный стебель; *см* — семядоли; сс$_1$ — сосочек первой пары; сс$_2$ — вторая пара сосочков.

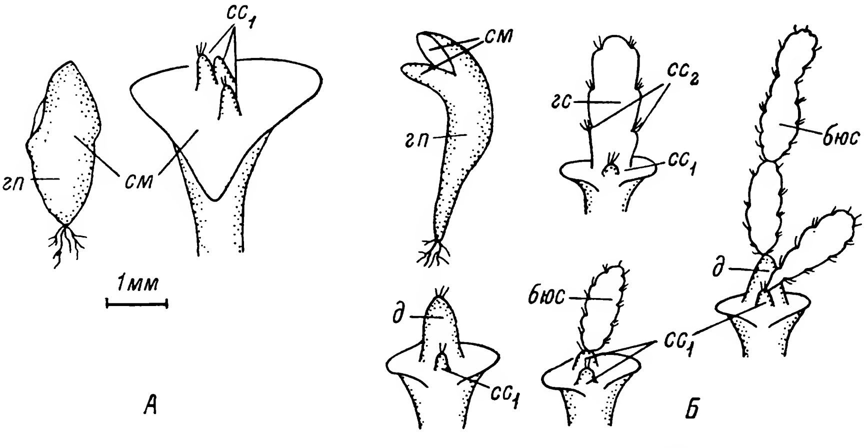


Рис. 5. Развитие проростков *Lepismium* и *Epiphyllopsis*.

А — *Lepismium cruciforme* var. *anceps*; *Б* — *Epiphyllopsis gaertneri*; *бюс* — боковой ювенильный стебель; *гп* — гипокотиль; *гс* — главный стебель; *д* — крупный сосочек, соответствующий второй паре сс$_2$; см — семядоли; сс$_1$ — первые 2 (3) сосочка; сс$_2$ — вторая пара сосочков.

пятигранным стеблем, напоминающим в миниатюре стебель кактуса рода *Cereus*; к этому типу относятся виды подродов *Eurhipsalis* и *Goniorhipsalis*, и 2) тип rhipsalis, для которого характерен плоский стебель, сходный со взрослым. Сюда относятся упомянутые виды подрода *Phyllorhipsalis*.

Другой эпифитный род кактуса — *Lipismium* Pfeiff. — близок к *Rhipsalis*, но отличается от него погруженными в стебель ареолами. 17 видов этого рода произрастают в тропических дождевых лесах Бразилии. Нами изучался морфогенез проростков *L. cruciforme* var. *anceps* Backeb. Для этого вида характерен широкий полиморфизм вегетативных побегов, которые изменяются от трех-четырехреберных до крылатых и плоских. Посев леписмиума был произведен в феврале. Первые всходы появились на 17-й день. Проростки его отличаются от проростков *Rhipsalis* (рис. 5, *А*). Семядоли шире и иной формы. Развитие сеянцев ничем существенно не отличается от рипсалисов типа cereus. В возрасте 1.5—2 месяцев между семядолями появляются первые 3 сосочка, которые дают начало трехгранному стеблю. Ветвление главного стебля наступает на второй год. Боковые ювенильные стебли появляются, как и у *Rhipsalis*, из нижних ареол и имеют структуру главного стебля: они трехгранные, постепенно переходящие в плоские, ареолы сближены, и в каждой из них имеется 4—5 тонких белых колючек, число которых постепенно увеличивается до 9. Рост стеблей неограниченный, т. е. ежегодно из апекса побега возникает новый прирост. На второй год жизни образуются взрослые стебли. В это же время начинает усыхать верхушка главного стебля.

Третьим представителем эпифитных кактусов является *Epiphyllopsis* — монотипный род с единственным видом *E. gaertneri* Berger. Как и рипсалисы, эти кактусы растут на деревьях в тропических дождевых лесах Южной Бразилии. Стебли его состоят из плоских (редко трех-шестигранных) обратнояйцевидных члеников 1.5—5.5 см длины и до 2 см ширины, без колючек. В отличие от предыдущих двух родов у *Epiphyllopsis* цветки располагаются не по всей длине стебля, а лишь на вершине его.

Всходы эпифиллопсиса при посеве в феврале появились на 17-й день. Форма проростков очень близка к таковой у *Rhipsalis*, гипокотиль сочный, длина его увеличивается по мере развития сеянца с 3.5 до 5 мм при ширине 1 мм. Семядоли сочные конические, около 1 мм длины (рис. 5, *Б*). Главный стебель развивается по типу rhipsalis, образуется плоский билатеральный стебель. В первый же год вегетации из нижних ареол появляются боковые побеги. Они имеют структуру главного стебля, напоминают взрослые, но отличаются от последних меньшими размерами, меньшим расстоянием между ареолами и бо́льшим числом колючек. Очень скоро преобладающим становится акротонический тип ветвления. Нами наблюдались также некоторые отклонения при развитии главного стебля (рис. 5, *Б*): 1) после образования первой пары сосочков cc_1 между ними развивается не вторая пара, а один сосочек *д*; при этом ареола его сразу же дает боковой плоский стебель. Из верхних ареол последнего постепенно появляются побеги последующих порядков; 2) главный стебель не развивается, после появления у сеянцев первой пары сосочков cc_1 их ареолы сразу же дают боковые побеги.

Выводы

У исследованных эпифитных кактусов имеются проростки двух типов: 1) с сочными шиловидными семядолями (подроды *Eurhipsalis*, *Goniorhipsalis*, *Phyllorhipsalis*), 2) с листовидными, мало сочными семядолями (виды подрода *Phyllorhipsalis* — *R. purpusii*, *R. coriacea*). По форме главного стебля выделяются два типа: 1) cereus, для которого характерны трех-пятигранные стебли (виды подродов *Eurhipsalis*, *Goniorhipsalis*, *Lepismium*), и 2) rhipsalis с плоскими листовидными стеблями (подрод *Phyllorhipsalis* и *Epiphyllopsis gaertneri*).

Взрослые стебли у исследованных нами кактусов развиваются в зависимости от вида на второй-четвертый год. Они отличаются от ювенильных бо́льшим расстоянием между ареолами, меньшим числом колючек в ареоле, а у видов *Eurhipsalis*, *Goniorhipsalis* и *Lepismium* также формой.

Рудиментарные чешуевидные листья, характерные для взрослых растений, у проростков отсутствуют.

Наши исследования дают основание присоединиться к взглядам исследователей, считающих, что эпифитные кактусы имеют вторичное происхождение и что они произошли от цереусов с тонкими стелющимися или свисающими стеблями. Наличие в онтогенезе стадии, характеризующейся стеблем типа cereus, говорит о том, что колючие стебли возникли не в условиях влажного тропического леса, и, следовательно, этот признак является более древним. В пользу происхождения *Rhipsalis* от аридных цереусовидных кактусов свидетельствует факт отсутствия у них на начальных этапах онтогенеза рудиментарных чешуевидных листьев. Вероятно, появление их на взрослых стеблях можно рассматривать как явление реверсии в условиях влажного климата.

Мы считаем представителей подтрибы *Rhipsalidinae* Backeb. в трибе *Hylocereeae* Backeb. эволюционно более продвинутыми. Основанием к тому служат довольно мелкие суккулентные шиловидные семядоли; прохождение в онтогенезе стадии cereus; появление (иногда) у взрослых особей побегов, густо опушенных щетиновидными колючками и имеющими вид цереуса; мелкие цветки с ясно намечающейся дифференциацией на чашечку и венчик и отсутствие цветочной трубки; голая завязь; короткие семяносцы; прямая семяпочка в отличие от других представителей *Cactaceae* с изогнутой кампилотропной семяпочкой.

ЛИТЕРАТУРА

(Кауфман Н.) Kaufmann N. (1859). Zur Entwicklungsgeschichte der Cacteenstacheln. Bull. Soc. Imper. Naturalistes Moscou, 32, 1. — Backeberg C. (1958—1962). Die *Cactaceae*, I—VI. — Berger A. (1926). Die Entwicklungslinien der Kakteen. — Bernard C. (1966). Germinations et plantules de quelques Cactacees. Adansonia, VI, 4. — Boke N. H. (1941). Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrica*. Amer. J. Bot., 28, 8. — Boke N. H. (1944). Histogenesis of leaf and areole in *Opuntia cylindrica*. Amer. J. Bot., 31, 6. — Boke N. H. (1951). Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus*. Amer. J. Bot., 38, 1. — Britton N. L., J. N. Rose. (1919—1923). The *Cactaceae*, I—IV. — Buxbaum F. (1951—1955). Morphology of Cacti, I—III. — Buxbaum F. (1958). The phylogenetic division of subfamily *Cereoideae*, *Cactaceae*. Madroño, 14, 6. — Fraine E. de (1910). The seedling structure of certain *Cactaceae*. Ann. Bot., XXIV. — Dillenius J. J. (1732). Horti Elthamensis. — Gaertner J. (1788—1807). De fructibus et seminibus plantarum, I—III. — Ganong W. F. (1898). Contributions to a knowledge of the morphology and ecology of the *Cactaceae*. II. The comparative morphology of embryos and seedlings. Ann. Bot., XII, 48. — Goebel K. (1889). Pflanzenbiologische Schilderungen, 1. — Hunt D. R. (1967). *Cactaceae*. In: J. Hutchinson. The Genera of flowering plants, II. — Irmisch T. (1876). Über die Keimpflanzen von *Rhipsalis cassutha* und deren Weiterbildung. Bot. Ztg., 34, 13. — Lemaire C. (1839). Cactearum genera nova speciesque novae. . . — Louis J. (1935). L'ontogenese du système conducteur dans la pausse feuillée des Dycotylees et Gymnospermes. La Cellule, 44. — Lubbock J. (1892).A contribution to our knowledge of seedlings, II. — Miquel F. A. W. (1841). Monographia generis Melocacti. Nova Acta Acad. Caes. Leop., 18. — Pfeiffer L. (1837). Enumeratio diagnostica Cactearum. — Pfeiffer L., F. Otto. (1843, 1846—1850). Abbildung und Beschreibung blühender Cacteen-Figures des Cactees, I, 2. — Troll W. (1937). Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I, 1. — Turpin P. J. F. (1830). Observations sur la famille des Cactees. Ann. Soc. Hort. Fromont. — Weisse A. (1931). Morphologische Studien an Sämlingen einiger *Echinocactus*, — *Melocactus*, —und *Mammillaria* Arten. Monatsschrift Deutsch. Kakteen Ges., III, 5—6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 IX 1974.

УДК 631.811.98 : 581.4 : 581.14 : 582.783

М. К. Мананков

О РОЛИ ГИББЕРЕЛЛИНОВ В МОРФОГЕНЕЗЕ УСОВ ВИНОГРАДА *VITIS VINIFERA* L.

M. K. MANANKOV. THE ROLE OF GIBBERELLINES IN MORPHOGENESIS OF TENDRILS OF GRAPEVINE *VITIS VINIFERA* L.

Усы *Vitis vinifera* отличаются высоким уровнем эндогенных гиббереллинов по сравнению с другими органами растения. Скручивание усов сопровождается повышением в них уровня эндогенных гиббереллинов. Экзогенные гиббереллины способствуют, как правило, интенсивному росту усов, их спирализации и одревеснению. Повышение уровня гиббереллинов препятствует развитию соцветий, которые целиком или частично, в зависимости от степени их дифференциации, могут превращаться в усы.

Существует несколько теорий происхождения и развития усов у винограда. Самой старой и наиболее принятой является симподиальная теория (Мержаниан, 1967). Согласно этой теории, побег в пределах первых нижних междоузлий растет моноподиально. У 3—5-го узлов из пазухи листа вырастает боковой побег, который интенсивно растет и, ориентируя свою ось по оси несущего его побега, становится как бы его продолжением, а несущий побег, отклоняясь в сторону, превращается в ус. У большинства видов *Vitis vinifera* L. усы более или менее разветвлены.

Молодой виноградный ус с возрастом при перемещении зоны интенсивного роста вокруг оси описывает в пространстве более или менее заметные круговые движения, на что указывал еще Ч. Дарвин. Как только ус коснется какого-либо предмета, его вершина в силу возникающего специфического раздражения начинает закручиваться вокруг этого предмета, а затем и свободная часть уса спирально извивается в виде пружины, после чего начинается одревеснение усов. Если же опора не встречается, ус лишь слегка закручивается и, оставаясь зеленым, вскоре отчленяется.

Вопрос о происхождении и развитии усов винограда представляет теоретический и практический интерес, так как связан с вегетативным ростом и генеративным развитием виноградной лозы.

Пилет и Лампсидис (Pilet, Lampsidis, 1959, 1960), изучая физиологию роста усов *Vitis vinifera* и динамику ауксинов в них, пришли к выводу, что между этими процессами имеется определенная взаимосвязь. Ритмичность роста, наблюдаемая в различных частях уса, как утверждают авторы, обусловлена ритмическими изменениями активности ауксиноксидазы, а также других процессов, определяющих содержание эндогенных ауксинов. Максимальному удлинению усов соответствует максимальная концентрация ауксина в них.

Открытие гиббереллинов, отличающихся высокой физиологической активностью, побудило многих исследователей обратить особое внимание именно на эту группу веществ.

На основании собственных и литературных данных М. Х. Чайлахян (1964) пришел к выводу, что гиббереллины вызывают образование и рост стеблей, а на формирование цветков непосредственно не влияют. Этот вывод важен для нас, так как усы и ось соцветия у винограда имеют стеблевое происхождение.

На большую роль гиббереллинов в индукции стрелкования редиса указывают Суге и Раппапорт (Suge, Rappaport, 1968). Некоторые исследователи считают, что гиббереллины контролируют рост стеблей и совершенно не требуются для образования цветков (Cleland, Zeevaart, 1970), а иногда даже задерживают их развитие (Rossini, Nitsch, 1966; Harada, 1967).

Бойеру (Boyer, 1968) удалось обнаружить гиббереллины в усах *Passiflora coerulea*. Им же установлено стимулирующее действие гиббереллина на рост и движение усиков гороха (Boyer, 1967).

Под влиянием гиббереллина в некоторых случаях наблюдалась приостановка дифференциации цветочных зачатков, а вместо цветков на растениях появлялся пучок мелких листьев; происходил как бы возврат к вегетативному росту (Guttrige, 1959; Resende, Viana, 1959; Jansen, 1960; Верзилов, Каспарян, 1963; Полевой, Леонова, 1963). Обработка гиббереллином растений до перехода их к репродуктивной фазе развития может привести к *продлению периода вегетативного роста* (Frank, Renner, 1956; Kohl, Kofranek, 1957; Robbins, 1957; Harder, Bünsow, 1958).

Гиббереллин может ускорить цветение, если обработка препаратом проводится в период, когда полностью сформированы все элементы цветка и они готовы к росту. Это происходит даже в том случае, если цветение заторможено какими-либо внешними или внутренними факторами. Например, гиббереллин может вызвать цветение левкоев, маргариток и фиалок, которые для перехода к цветению нуждаются в обработке пониженной температурой (Верзилов, Каспарян, 1968).

В настоящее время накоплен большой материал о влиянии гиббереллина на плодообразование у винограда. Исследования, проведенные в этом направлении, показали, что действие гиббереллина весьма специфично и разные сорта винограда по-разному реагируют на него. Например, в опытах М. Х. Чайлахяна и М. М. Саркисовой (1963) гиббереллин оказал положительное влияние на процесс плодообразования кишмишных сортов (Еревани желтый и Еревани розовый) и снизил урожайность семенных сортов (Арарати и Арагации).

Первые исследования, проведенные нами на различных сортах винограда в 1959—1962 гг., показали, что гиббереллин оказывает большое влияние не только на процесс плодообразования у винограда, но и на морфогенез растения в целом (Болгарев, Мананков, 1963; Мананков, 1963). В последующие годы мы исследовали уровень эндогенных гиббереллинов у различных сортов винограда и изучали влияние экзогенных гиббереллинов на их морфогенез. В настоящем сообщении будет рассмотрен вопрос о роли гиббереллинов в морфогенезе усов винограда сорта Рислинг.

Методика

В основу определения эндогенных гиббереллинов была положена методика, разработанная лабораторией роста и развития Института физиологии растений АН СССР (Ложникова, Хлопенкова, Чайлахян, 1967).

Растительный материал весом 10 г фиксировали парами спирта, измельчали в гомогенизаторе, а затем гиббереллиноподобные вещества экстрагировали этанолом. Спирт из экстракта выпаривали на водяной бане; оставшуюся водную фракцию подкисляли 5%-й серной кислотой до pH-3. К подкисленному водному раствору добавляли этиловый эфир уксусной кислоты, жидкость тщательно взбалтывали и разделяли на делительной воронке (переэкстракция повторялась трижды). Этилацетатный экстракт с гиббереллиноподобными веществами упаривали до объема 5 мл, а затем по 1 мл наносили на стартовую линию хроматографической бумаги марки «Б» Ленинградской фабрики № 2. С целью удаления пигментов, липидов и других веществ, затрудняющих хроматографирование, проводили очистку толуолом (в лодочках обратным током); полоски бумаги с веществами, мешающими хроматографированию (они располагались выше стартовой линии), отделялись. В качестве растворителя при хроматографировании использовали изопропиловый спирт и воду в соотношении 5 : 2. После того как фронт растворителя проходил по хроматограмме путь в 30—35 см, ее извлекали, высушивали и просматривали в ультрафиолетовом свете на ультрахимископе Брумберга; выделяли зоны, которые затем вырезались, измельчались, заливались водой и элюировались. Водные элюаты отфильтровывали и выпаривали в токе холодного воздуха до объема 4 мл.

Для определения гиббереллиновой активности элюатов использовали ростовую реакцию карликового гороха сорта Пионер. Проращивание семян проводили в течение 48 час.; семена (по четыре) укладывались на дно стакана объемом 100 мл, куда наливалось по 4 мл испытуемого раствора. Контролем служили водопроводная вода и водный раствор гиббереллина в концентрации 0.005%. Стаканчики с проростками помещали в термостат при температуре 26°. Замеры проводили на 7-е сутки. Уровень содержания гиббереллиноподобных веществ определяли по приросту опытных и контрольных растений гороха.

Уровень эндогенных гиббереллинов в усах винограда определяли в период их наиболее активного роста; кроме того, дополнительно был включен вариант, где наряду с определением гиббереллинов в прямых усах исследовался уровень их в усах, находящихся в фазе интенсивного скручивания.

Полевые опыты проводили в предгорной зоне Крыма на плодоносящих плантациях винограда учебно-опытного хозяйства «Коммунар» Крымского сельскохозяйственного института.

В наших опытах использовался гиббереллин Курганского завода медицинских препаратов; он применялся в виде водных растворов в концентрациях 5, 50, 100, 200 и 500 мг/л (опрыскивались надземные органы). Кроме того, в опыте были варианты, в которых препарат вносился путем инъекции в многолетние разветвленные побеги куста (рукава). При этом гиббереллин предварительно растворяли в спирте, а затем разбавляли водой; к раствору добавляли сахарную пудру и готовили кашицеобразную массу, которую в количестве, соответствующем 10 мг гиббереллина, с помощью шпателя вносили в небольшое отверстие, предварительно сделанное скальпелем, у основания рукава. Обработку кустов водными растворами гиббереллина проводили с помощью ручного опрыскивателя.

С целью изучения влияния сроков обработки гиббереллином препарат применялся в периоды распускания почек (апрель), наиболее интенсивного роста побегов (май) и цветения (июнь).

Для постановки вегетационных опытов были использованы однолетние побеги с заранее подобранных кустов. Заготавливались черенки в четыре срока, соответствующих периодам постановки опытов (ноябрь, январь, март, апрель — начало набухания почек).

Черенки длиной 30 см помещали в стеклянные сосуды емкостью в 1 литр (по 10 штук в каждый) и заливали водным раствором гиббереллина в концентрациях 1, 5, 10, 15, 20, 25 и 50 мг/л с таким расчетом, чтобы половина черенка находилась в растворе. Через три недели водный раствор гиббереллина заменялся раствором Кнопа с той же концентрацией препарата. Повторность в опыте трехкратная. Опыт проводился в вегетационном боксе с люминесцентным освещением при температуре 25—27° и влажности воздуха 70—80%.

С интервалом в три дня проводили наблюдения за прорастанием почек, развитием усов и соцветий, общим развитием побегов.

Результаты и обсуждение

При определении уровня эндогенных гиббереллинов в различных органах *Vitis vinifera* — в листьях, верхушках побегов, стеблях, усах, соцветиях (наши не опубликованные данные) — было установлено, что наиболее высокой активностью гиббереллинов отличаются точки роста и усы. Если усы находятся в стадии интенсивного скручивания, уровень гиббереллинов в них резко повышается. На рис. 1 видно, что наибольшей активностью отличаются гиббереллиноподобные вещества с Rf 0.50—0.83 и Rf 0.85—0.95; последние близки к Rf гибберелловой кислоты. При скручивании усов повышается уровень гиббереллинов почти во всех диапазонах активности, но особенно — гиббереллиноподобных веществ с Rf 0.50—0.95.

При опрыскивании раствором гиббереллина плодоносящих кустов винограда было установлено, что препарат в зависимости от сроков обработки и применяемых концентраций оказывает различное влияние на морфогенез усов (см. таблицу).

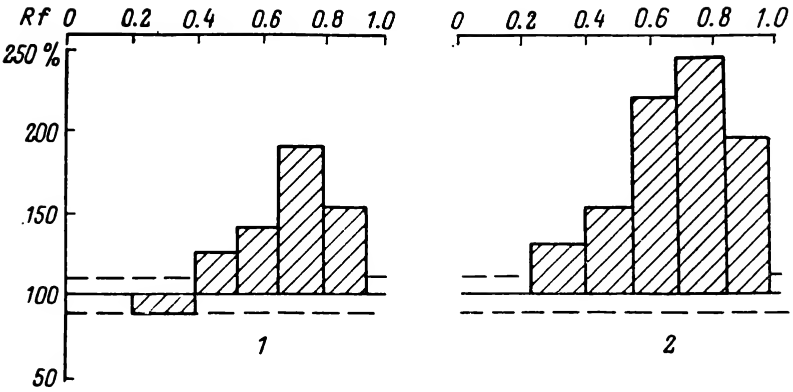


Рис. 1. Распределение эндогенных гиббереллиноподобных веществ усов винограда.

1 — усы прямые, 2 — усы в фазе интенсивного скручивания; *на оси абсцисс* — величины Rf, *на оси ординат* — длина проростков гороха (в % к контролю); *штриховыми линиями* ограничен доверительный интервал ±10%.

Из данных таблицы видно, что наибольшее влияние на рост усов оказывает гиббереллин при обработке побегов в период их интенсивного роста, особенно при использовании концентраций 50, 100 и 200 мг/л. В этих вариантах длина усов увеличилась соответственно на 39, 46 и 38%. Высокая концентрация препарата — 500 мг/л, как правило, не способствовала увеличению длины усов, а при обработке в период распускания почек угнетала их рост. Гиббереллин вызывал более быстрое одревеснение усов и интенсивное их скручивание (рис. 2).

Опыты по инъекции гиббереллина в ветви 1-го порядка виноградного куста показали, что он свободно перемещается во все побеги, расположенные выше места внесения препарата, и в меньшей степени влияет на побеги, развивающиеся в морфологически нижней части рукава. Действие гиббереллина на побеги рядом расположенных ветвей (в которые препарат не вносился) не отмечено.

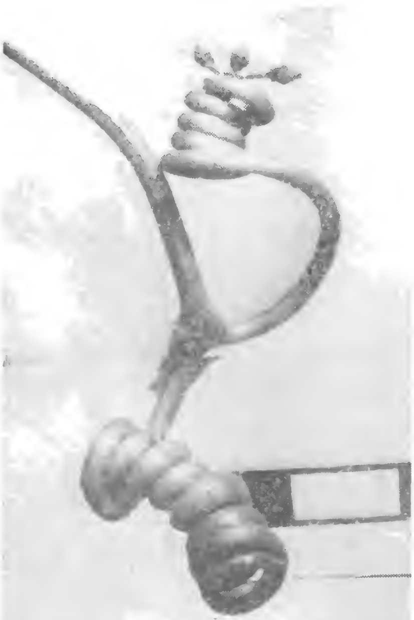


Рис. 2. Усы винограда сорта Рислинг. Под влиянием гиббереллина наблюдается их интенсивное скручивание.

Инъекция гиббереллина в рукав в период распускания почек способствует усилению роста молодых побегов и интенсивному образованию усов. Длина усов в опытных вариантах по сравнению с контролем увеличилась в 2—3 раза (рис. 3), наблюдалось более быстрое их одревеснение. В отличие от контрольных побегов, у которых усы, как правило, отпадают (если они не обвиваются вокруг опоры), на опытных побегах они сохраняются.

При инъекции гиббереллина в рукав на ранних этапах развития изменяется морфогенез не только усов, но и соцветий. Главная ось соцветия вытягивается, часто обвивается вокруг черешка листа или стебля, приобретая как бы функции уса (рис. 4). Цветки на таких соцветиях, как правило, усыхают. Если соцветие еще не развито, то под влиянием гиббереллина прекращается его дальнейшая дифференциация, главная ось соцветия, удлиняясь, превращается в ус, на котором иногда можно обнаружить отдельные недоразвитые бутоны.

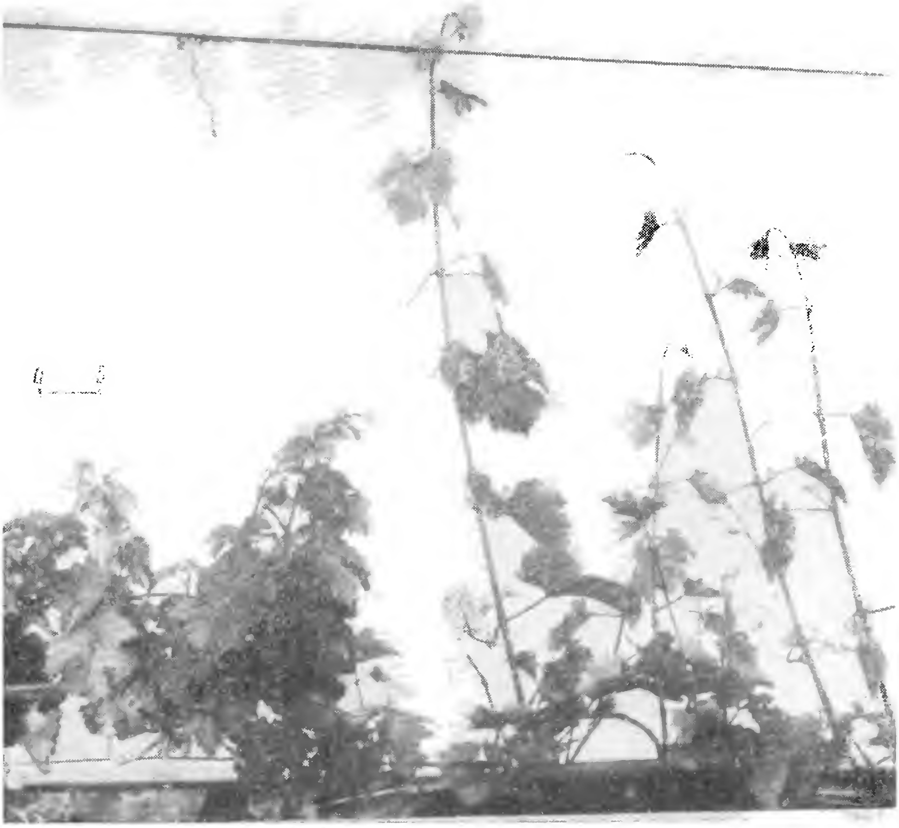


Рис. 3. Побеги винограда сорта Рислинг.

Слева — контрольные побеги, *справа* — развивающиеся под влиянием гиббереллина (инъекция препарата в многолетний побег в период распускания почек). Наблюдается интенсивное развитие усов.

Вегетационные опыты показали, что характер воздействия гиббереллина на морфогенез усов и соцветий зависит от степени их дифференциации, сроков обработки и концентрации препарата.

Более сильное влияние на морфогенез соцветий и усов гиббереллин оказывает на ранних этапах развития почек. Погружение черенков в водный раствор гиббереллина различных концентраций до окончания периода покоя (ноябрь) не способствовало и даже препятствовало пробуждению почек (почки не прорастали и после окончания периода покоя). Это явление, на наш взгляд, представляет большой интерес, так как, возможно, свидетельствует о том, что гиббереллин играет определенную роль в процессе превращения зимующих почек в спящие.

Влияние гиббереллина на длину усов винограда сорта Рислинг (в % к контролю)

Период обработки	Концентрация гиббереллина, мг/л				
	5	50	100	200	500
Распускание почек (апрель)	102.1	90.3	85.2	81.5	73.2
Период интенсивного роста побегов (май)	118.4	139.3	146.2	138.2	96.2
Массовое цветение (июнь)	110.0	118.0	122.5	118.6	103.3

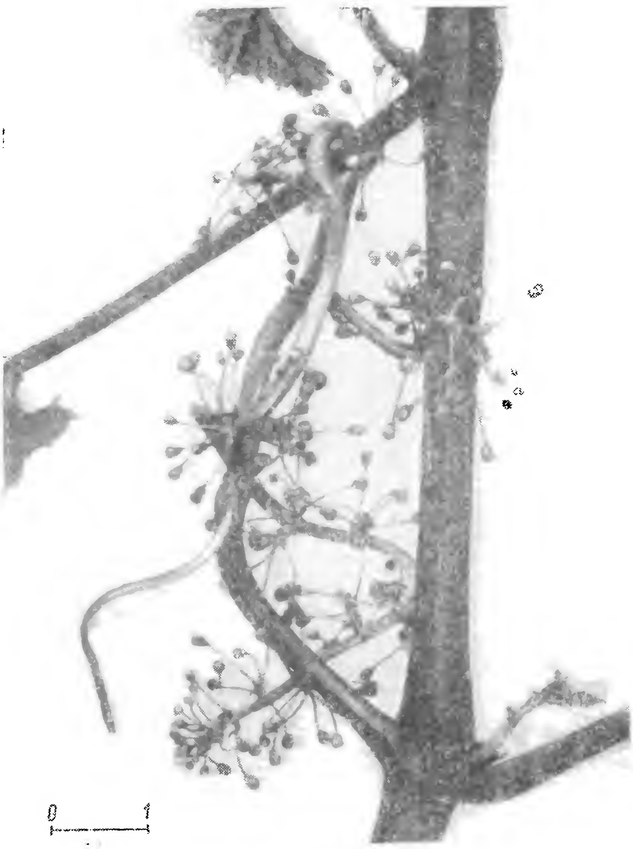


Рис. 4. Соцветие винограда сорта Рислинг. Под влиянием гиббереллина наблюдается удлинение главной оси соцветия, которая приобретает способность обвиваться вокруг опоры.

Если черенки погружались в раствор гиббереллина вскоре после прохождения периода покоя (в январе), прорастание почек, как правило, задерживалось на 10—15 дней, а в концентрациях 5 мг/л гиббереллин препятствовал и их последующему развитию.

На рис. 5, *а* показан контрольный побег; наблюдается пропорциональное развитие стебля, листьев, соцветий. Если же к 1 л воды добавляется 1 мг гиббереллина, морфогенез соцветия существенно изменяется (рис. 5, *б*). У соцветий начинает интенсивно развиваться морфологически нижняя ось 2-го порядка, которая превращается в ус. Этот процесс происходит независимо от того, заложены ли на этой оси бутоны или нет. У соцветий контрольных вариантов (рис. 5, *а*) морфологически нижняя ось 2-го порядка по своему развитию мало чем отличается от вышерасположенных осей; если на ней в процессе дифференциации не заложились бутоны, она остается недоразвитой, а в естественных условиях часто превращается в слаборазвитый ус соцветия, который со временем опадает.

На рис. 6, *а* показано влияние гиббереллина в концентрации 5 мг/л на морфогенез побега. Препарат способствовал интенсивному росту нижнего соцветия, главная ось которого сильно удлинилась, а оси 2-го порядка были слабо развиты. Дифференциация цветочных зачатков в морфологически верхней части соцветия, так же как и на осях 2-го порядка, под влиянием гиббереллина приостановилась. Главная ось соцветия обвивается вокруг стебля, как бы превращается в ус. Как видно на рис. 6, *а*, несколько по иному пути идет развитие 2-го соцветия; гиббереллин вызвал сильный рост морфологически нижней оси 2-го порядка, которая превратилась в ус, часть соцветия же, расположенная выше уса, усыхала

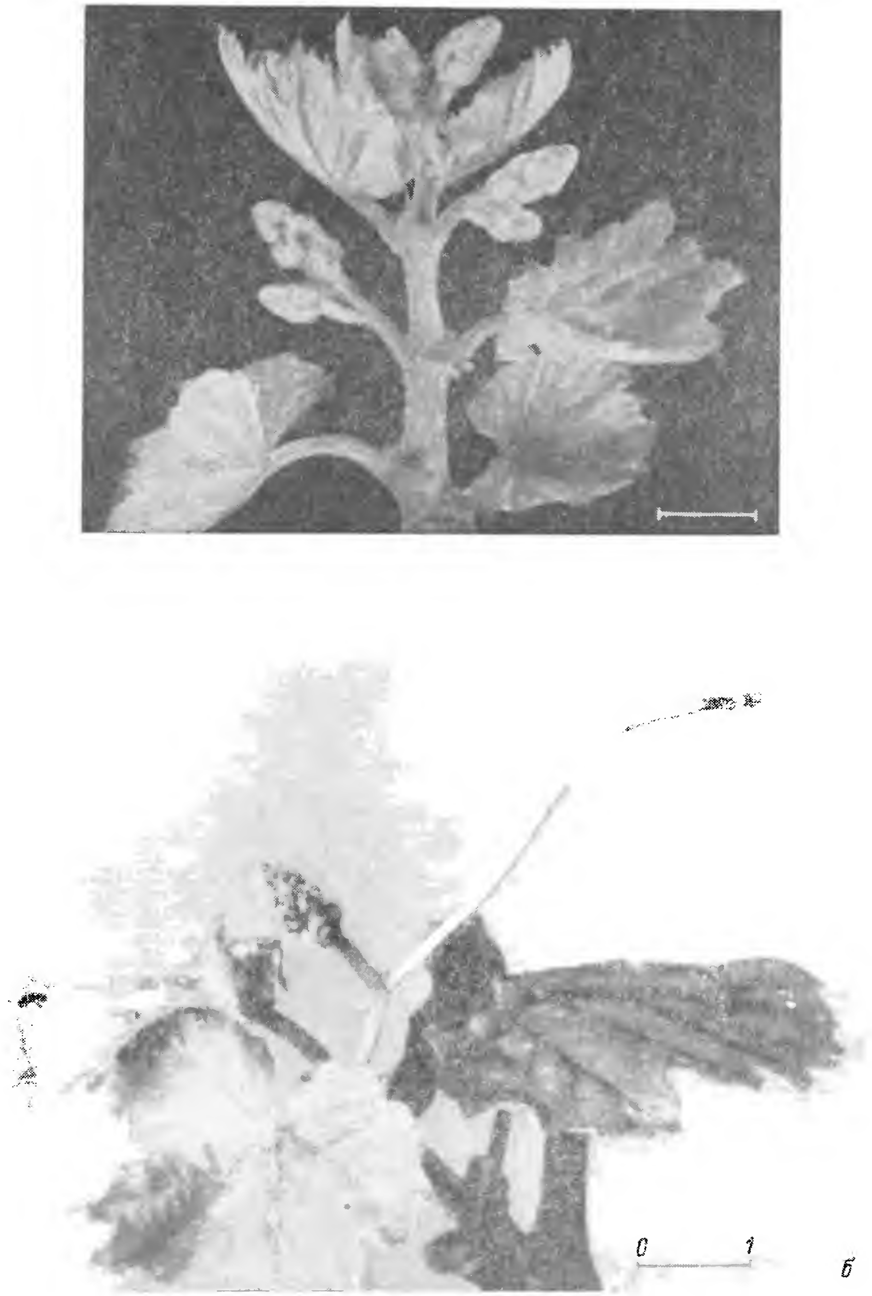


Рис. 5. Побеги винограда сорта Рислинг.

а — контроль, равномерное развитие стебля, листьев, соцветий; *б* — развитие побега при погружении черенка в раствор гиббереллина в концентрации 1 мг/л. У соцветия начинает интенсивно развиваться морфологически нижняя ось 2-го порядка, которая затем превращается в ус.

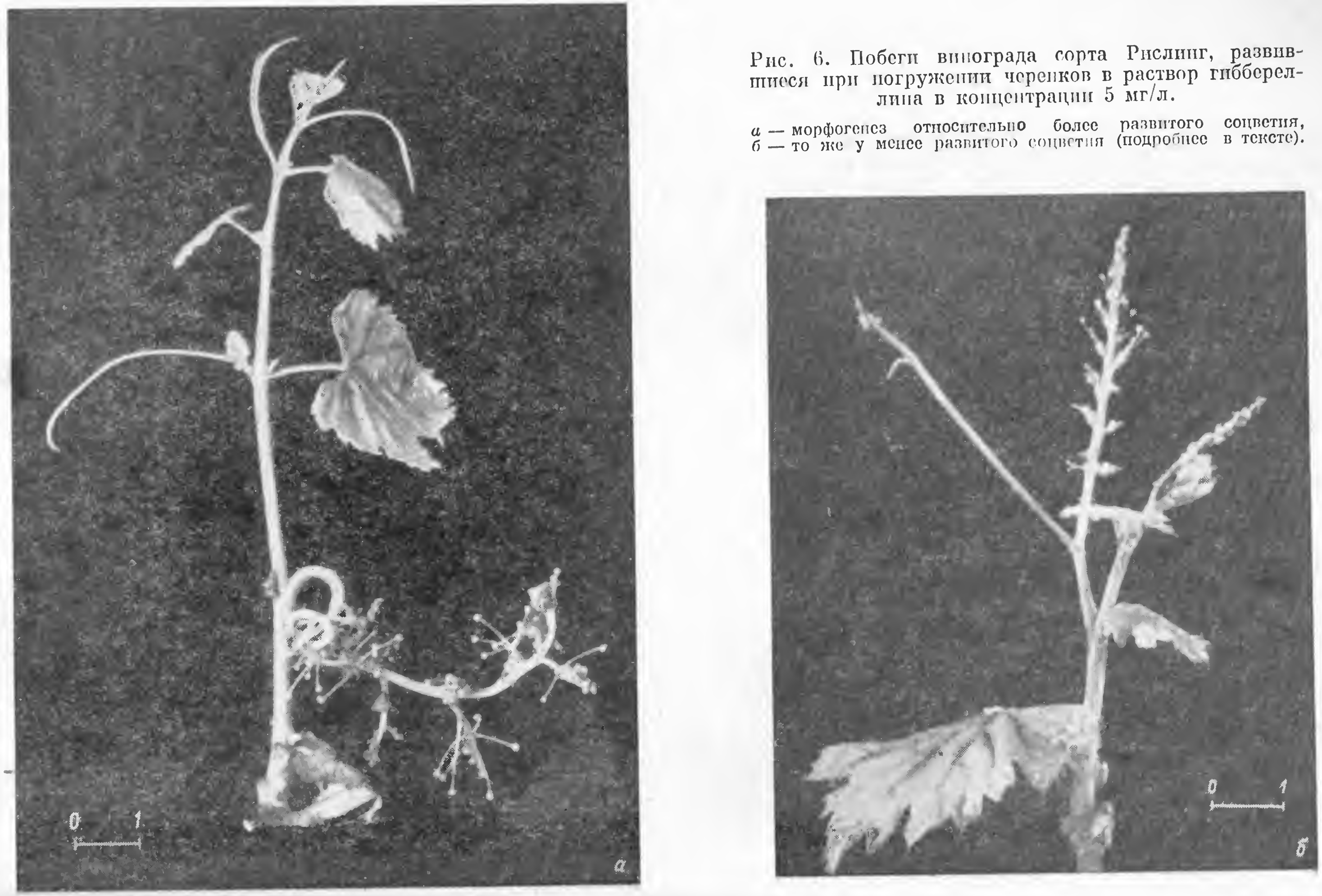


Рис. 6. Побеги винограда сорта Рислинг, развившиеся при погружении черенков в раствор гиббереллина в концентрации 5 мг/л.

а — морфогенез относительно более развитого соцветия, *б* — то же у менее развитого соцветия (подробнее в тексте).

и опадало. Это один из путей превращения части соцветия в ус, наблюдаемый при достаточно высокой степени дифференциации соцветия. Если же соцветие слабо развито, (рис. 6, *б*), гиббереллин прекращает его дальнейшую дифференциацию и оно целиком превращается в ус, выполняя все его функции.

Наблюдения за развитием почек, побегов, соцветий и усов в опытах, которые были поставлены в более поздние сроки (март и апрель), показали, что чем ближе к началу вегетации (в естественных условиях) заготавливались черенки, тем менее отрицательной была реакция их на гиббереллин. Так, например, при воздействии гиббереллином на черенки в период сокодвижения и начала набухания почек препарат независимо от применяемых концентраций не задерживал прорастания почек и слабее влиял на их генеративное развитие.

Автор выражает благодарность М. Х. Чайлахяну за помощь и ценные указания при выполнении этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Болгарев П. Т., М. К. Мананков. (1963). Влияние гибберелловой кислоты на отдельные органы виноградного растения. В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. — Верзилов В. Ф., А. С. Каспарян. (1963). Итоги испытания гибберелловой кислоты на декоративных растениях. В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. — Верзилов В. Ф., А. С. Каспарян. (1968). Действие гиббереллина на декоративные растения. — Ложникова В. Н., Л. П. Хлопенкова, М. Х. Чайлахян. (1967). Метод определения природных гиббереллинов в растительных тканях, Агрохимия, 10. — Мананков М. К. (1963). Установление оптимальных концентраций, сроков и способов обработки винограда гибберелловой кислотой. В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. — Мержаниан А. С. (1967). Виноградарство. — Полевой В. В., Л. А. Леонова. (1963). Влияние гиббереллина на морфогенез цветочных культур. В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. — Чайлахян М. Х. (1964). Факторы генеративного развития растений. — Чайлахян М. Х., М. М. Саркисова. (1963). Влияние гиббереллина на рост ягод виноградной лозы. ДАН СССР, 148, 1. — Boyer N. (1967). Parallelisme entre les variations de la croissance et du mouvement des vrilles de pois, liées au nanisme genetique, a des traitements par l'acide gibberellique et a des changements de temperature. Compt. Rend. Acad. sci., D 265, 25 : 1955. — Boyer N. (1968). Gradient de croissance et repartition des substances de croissance dans les vrilles de passiflore (*Passiflora coerulea*). Compt. Rend. Acad. sci., D 267, 26 : 2322. — Cleland Ch. F., J. A. D. Zeevaart. (1970). Gibberellins in relation to flowering and stem elongation in the long day plant *Silene armeria*. Plant Physiol., 46, 3 : 392. — Frank H., O. Renner. (1956). Über Verjungung bei *Hedera helix* L. Planta, 17, 1 : 105. — Guttrige C. G. (1959). Further evidence for a growth-promoting and flower-inhibiting hormone in strawberry. Ann. Bot., 23 (92) : 612. — Harada H. (1967). Flower induction in excised shoot apices of *Pharbitis* and *Chrysanthemum* cultured in vitro. Nature (Engl.), 214, 5092 : 1027. — Harder R., R. Bünsow. (1958). Über die Wirkung von Gibberellin auf Entwicklung und Blütenbildung der Kurztagpflanze *Kalanchoe blossfeldiana*. Planta, 51, 2 : 201. — Jansen H. (1960). Untersuchungen zur praktischen Anwendung der Gibberellinsäure im Gartenbau, insbesondere im Zierpflanzenbau. Gartenwissenschaft, 25 (7), 3/4 : 249. — Kohl H. C., A. M. Kofranek. (1957). Gibberellin on flower crops. Californ. Agricult., 11, 5 : 9. — Pilet P. E., E. Lampsidis. (1959). Etude physiologique de la croissance des vrilles du *Vitis vinifera*. Ber. Schweizer. Bot. Gesellsch., 69 : 468. — Pilet P. E., E. Lampsidis. (1960). Croissance et catabolisme auxinique de fragments de vrilles du *Vitis vinifera*. Ber. Schweizer. Bot. Gesellsch., 70 : 297. — Resende F., M. J. Viana. (1959). Gibberellin and sex expression. Portugal. acta biol., 6 : 77. — Robbins W. J. (1957). Gibberellic acid and the reversal of adult *Hedera* to a juvenile state. Amer. J. Bot., 44 : 743. — Rossini L. M. E., J. P. Nitsch. (1966). Induction de la floraison in vitro chez une plante de jours courts *Streptocarpus nobilis*. Compt. Rend. Acad. sci., D 263, 10 : 1379. — Suge H., L. Rappaport. (1968). Role of gibberellins in stem elongation and flowering in radish. Plant Physiol., 43, 8 : 1208.

Симферопольский
государственный университет.

Получено 14 III 1975.

УДК 582.02/.07 : 581.4 : 674.032.475.5 (571.6)

Ю. И. Манько, В. П. Ворошилов

МОРФОЛОГИЯ *PICEA AJANENSIS* В СУРОВЫХ ВЕТРОВЫХ УСЛОВИЯХ

JU. I. MANKO, V. P. VOROSHILOV. THE MORPHOLOGY OF *PICEA AJANENSIS* UNDER SEVERE WIND CONDITIONS

Рассматривается морфологический облик аянской ели, формирующийся под влиянием ветра по верхней границе леса и на морских побережьях. Установлены морфологические особенности ели, связанные с нарастанием неблагоприятного воздействия ветра. Отмечено формирование в экстремальных условиях кустарниковой формы ели. Описан случай укоренения погребенных ветвей и развития на них генеративных органов.

Влияние ветра на отдельные древесные породы и на распределение растительности в целом достаточно подробно освещено в многочисленных публикациях, включая учебники и учебные пособия (Dengler, 1930; Ткаченко, 1955; Гулисашвили, 1956; Нестеров, 1960; Морозов, 1970; Schmidt-Vogt, 1972; Молчанов, 1973, и др.). На Дальнем Востоке давно обращено внимание на то, что деревья, растущие на ветробойных участках, имеют асимметричную флагообразную крону; в последнее время отмечены стелющиеся формы лиственницы (Ефремов, 1965; Манько, 1967; Абатуров, 1971, и др.) и даже таких южных видов, как *Taxus cuspidata*, *Tilia amurensis* и *Fraxinus rhynchophylla* (Куренцова, 1969).

Сведений о морфологии *Picea ajanensis* s. l., формирующейся под влиянием ветра, мало; обычно они ограничиваются указанием на образование у ели флагообразной кроны; в ряде работ ель, растущая в суровых условиях, называется «корявой», «карликовой» и т. п. В процессе изучения еловых лесов Дальнего Востока нами собраны некоторые материалы о влиянии ветра на размещение этих лесов и данные о морфологическом облике ели в местообитаниях с суровым ветровым режимом.

Влияние ветрового режима на размещение еловых лесов прослеживается в пределах всего ареала ели на советском Дальнем Востоке, но особенно ярко — вблизи верхних и северных пределов ее распространения. Это связано с тем, что суровый ветровой режим, который обычно сопровождается изменением температурных условий, приводит здесь во многих случаях к снижению уровня теплообеспеченности ниже адаптационных пределов ели. Воздействие ветра часто определяет верхнюю границу распространения ели, обусловливает изреженность древостоев и наличие в поясе еловых лесов на ветробойных участках зарослей кедрового стланика *Pinus pumila*, а нередко и горно-тундровых группировок. Это отчетливо наблюдается на побережье Охотского моря (Манько, Ворошилов, 1971), в бассейнах рек Маи и Селемджи (Манько, Ворошилов, 1973, 1974), а также на Шантарских островах (о. Феклистов), где ельники размещаются только на участках, закрытых от прямого воздействия сильных северных ветров. На морских побережьях ветробойные участки хорошо выделяются среди других территорий по облику растительности. Здесь нередко почти на уровне моря размещаются травяно-кустарничковые группировки, по флористическому составу и физиономическому облику аналогичные горно-тундровым.

Под влиянием ветра у ели формируется не только причудливо асимметричная крона, обычно развитая с подветренной стороны, но и происходит значительная деформация стволика, вызванная гибелью верхушечной почки или отмиранием главного осевого побега и заменой его новым побегом, возникающим из почки, или (чаще всего) вследствие того, что одна из боковых ветвей принимает вертикальное положение (смена моноподиального нарастания главной оси симподиальным). Деформированные стволики ели встречаются по верхней границе леса нередко.

В ряде случаев ель на ветробойных участках селится под защитой кедрового стланика, оберегающего ее в первые годы жизни от воздействия сурового ветрового режима. Благодаря защитному пологу кедрового стланика ель некоторое время растет нормально, но по достижении определенной высоты начинает испытывать отрицательное воздействие ветра. В виде примера можно привести модель ели, спиленной на западно-юго-западных склонах гольца Брюс (верхняя часть бассейна р. Селемджи) в зарослях кедрового стланика на высоте 1500—1520 м над ур. м. Общая высота ели — 2.0 м, протяженность живой части — 1.35 м, диаметр шейки корня — 9.0 см, число годичных слоев — 137. Крона представлена ветвями, расположенными в нижней части стволика и распростертыми по земле. Главный осевой побег на высоте 48 см от поверхности почвы изогнут под прямым углом; на месте изгиба находится замещающий, давно отмерший побег с обломанными вершинками. На высоте 32 см от поверхности почвы к основному стволику прикреплен замещающий побег, протяженность которого 135 см; на нем 8 раз происходила смена «главной» оси; верхняя часть его отмерла. Максимальные годичные приросты в высоту на отмершей части достигали 13 см.

Протяженность изогнутой части основного стволика — 26.5 см. Он оканчивается вертикальным замещающим побегом, на котором также неоднократно (не менее 6 раз) происходила смена «главной» оси. В нижней части его в момент обследования были расположены два вертикальных живых побега. Годичные приросты в высоту более высокого из них за последние 15 лет достигали 7.5—9.5 см, наименьшая величина прироста была равна 4.5 см; суммарный прирост за последние 10 лет равен 68.5 см. Рядом с описанной елью находились живой и сухой экземпляры аналогичной морфологической формы.

Приведенный пример свидетельствует об исключительной жизненности и пластичности аянской ели, находящейся в крайних условиях своего существования. Еще более разительные примеры морфологической пластичности этого вида наблюдаются на морских побережьях. Здесь под влиянием сильных ветров у ели образуется кустарниковая форма, связанная с постоянной деформацией стволика и сильно выраженным отрицательным геотропизмом, благодаря чему часть ветвей, распростертых по поверхности почвы, изгибаясь вверх, принимает положение, близкое к вертикальному. В результате этого образуется плотный куст, в котором имеется несколько вертикальных побегов, часть которых представляет собой изогнутые кверху концы ветвей.

На ветробойных участках побережья формируются своеобразные елово-лиственничные криволесья. В качестве примера приведем елово-лиственничное криволесье с кедровым стлаником, описанное на о. Феклистов в приустьевой части долины р. Медвежьей, отгороженной от моря невысоким галечниковым береговым валом. Здесь лиственница ветровой формы высотой до 2 м согосподствует с кедровым стлаником, размещенным единично и рассеянно, и дает до 25% проективного покрытия площади. В этой группировке в виде единичных экземпляров участвуют аянская ель, ива *Salix* sp. и жимолость *Lonicera edulis*.[1] В травяно-кустарничковом ярусе, который покрывает до 90% площади, господствует шикша *Empetrum sibiricum*, выделяются рассеянные группки толокнянки *Arctous japonica*, чины *Lathyrus maritimus*, овсяницы *Festuca rubra*, единично и рассеянно встречаются горцы — *Polygonum ajanense* и *P. viviparum*, пижма *Tanacetum boreale*, группки дерена *Chamaepericlymenum suecicum*, голубики *Vaccinium uliginosum* и других видов. Ширина описываемой полосы около 100 м; далее простираются более сомкнутые и высокие группировки лиственницы с кедровым стлаником.

О состоянии и морфологических особенностях ели на этом участке можно получить представление на основании обмеренного модельного экземпляра.

---

[1] Латинские названия растений здесь и ниже приводятся по «Определителю высших растений Сахалина и Курильских островов» (1974).

Высота ели, замеренная по самому высокому побегу, — 2.1 м, диаметр у шейки корня 20×24 см, число годичных слоев — 98. На высоте 20 см от поверхности почвы главный побег деформирован и вытянут в южном направлении. На этой высоте прикреплены два прямостоящих замещающих побега, высота которых 1.0 и 1.1 м. На обоих побегах имеются следы многократной смены «главной» оси; верхняя часть одного из побегов сухая, в нижней — растет изогнутая боковая ветвь, принявшая почти вертикальное положение.

На высоте 40 см от поверхности почвы на главном побеге происходила многократная смена оси; стволик заканчивается многочисленными побегами, часть которых усохла. Эти побеги также многократно сменяли главную ось; в момент обследования все они были суховершинные. Крона у ели наиболее развита в нижней части стволика и представлена ветвями, прижатыми к земле. Ветви, ориентированные на юг, плодоносят. Диаметр кроны в зоне нижних ветвей 3.7×3.65 м. Высота слоя стелющихся охвоенных ветвей над поверхностью почвы 0.6 м.

На северной оконечности п-ова Шмидта (о. Сахалин) по наиболее ветробойным участкам, примыкающим к береговой линии и расположенным на абсолютных высотах 10—30 м, размещаются травяно-кустарничковые группировки, сходные по морфологическому облику и флористическому составу с описанными на о. Феклистов. Здесь также в травяно-кустарничковом ярусе господствует шикша, представлены толокнянка, дерен шведский, голубика и некоторые другие виды. В частности, здесь присутствуют группки *Thermopsis lupinoides*, единично встречаются козелец *Scorzonera radiata*, кровохлебка *Sanguisorba tenuifolia*, мытник *Pedicularis resupinata*, луговик *Deschampsia flexuosa*, зубровка *Hierochloë alpina*, мятлик *Poa macrocalyx*, небольшие группки *Loiseleuria procumbens* и реже другие виды. Среди этих группировок выделяются песчано-щебнистые пятна, не занятые растительностью. Происхождение их, видимо, обязано криогенным явлениям и сильным ветрам, выдувающим мелкозем и песок, вследствие чего на таких участках формируются микропонижения. По краям песчано-щебнистых обнажений обычно распространены вегетирующий вейник *Calamagrostis* sp., трищетинник *Trisetum spicatum*, термопсис, *Ligusticum hultenii* и некоторые другие виды. На расстоянии 20—30 м от берега моря среди травяно-кустарничковых группировок начинают рассеянно встречаться распластанные по земле лиственницы *Larix ochotensis*, ели, березы *Betula middendorffii* и ольхи *Alnus maximoviczii*. Единичные экземпляры этих видов подушкообразной формы, вытянутые длинной стороной в юго-восточном направлении, изредка встречаются и ближе к берегу моря, примерно в 1.5—2 м от берегового обрыва. На расстоянии 50—60 м от берега в составе группировок становится заметной роль кедрового стланика, а в 100—110 м начинается лиственничное криволесье с единичным участием ели в зарослях кедрового стланика.

С удалением от берега моря увеличивается высота ели и прослеживается постепенный переход ее от кустарниковой формы к прямоствольной. Так, на участке профиля, заложенного по восточному берегу оз. Мончигар, где особенно интенсивно воздействие северо-западных ветров на растительность, до 40—50 м от берега моря встречаются только кустарниковые экземпляры ели высотой 0.8—1.0 м; на расстоянии 70—110 м высота ели возрастает до 1.9—3.4 м и у нее выражен стволик до 50—65 см высоты от поверхности почвы. Прямоствольные ели встречаются на расстоянии 270—290 м от берега моря, но они имеют еще типичную ветровую форму кроны.

Приобретение елью прямоствольной формы на других участках побережья, менее подверженных влиянию ветра, происходит на значительно более коротком пространстве. Так, например, по западному берегу оз. Мончигар ели кустарниковой формы встречаются в полосе до 20 м от берега моря; прямоствольные экземпляры высотой 7.5—9.0 м находятся на расстоянии 75—85 м, хотя и у них ветровая форма кроны, верхняя часть ствола слабо охвоена и происходит смена «главной» оси побега.

Влияние ветра на ель прослеживается на довольно значительном удалении от морского берега. Так, на низком водоразделе рек Кекспири и Аду (абсолютная высота 160 м), удаленном от берега Северного залива на 2 км, в верхнем ярусе ельника отмечается частая деформация вершин в результате смены главной оси.

В полосе, наиболее подверженной влиянию ветра, ель образует разной высоты и размера подушкообразные кусты, причем главный ствол ее принимает наклонное, вытянутое под небольшим углом к почве положение. Одна из таких елей, которая росла в 32 м от берега моря, была спилена в качестве модельного экземпляра. Площадь куста ели, измеренная по ветвям, распластанным по поверхности почвы, была равна около 20 м^2 (поперечник кроны в зоне нижних ветвей 5.6×4.2 м). В этом кусте выделялось 7 растущих вверх побегов с многократной сменой вершины; 4 из них — наиболее высоких — достигали 1 м. Два вертикальных побега усохли в 1974 г. Все живые растущие вверх побеги были с сухими вершинками; максимальная высота прикрепления небольших живых веточек — 78 см от поверхности почвы. Крона ели представлена густо переплетенными между собой ветвями, вытянутыми в южном и юго-западном направлениях и размещенными в слое 45—50 см от поверхности почвы. Таким образом, ассимиляционный аппарат ели находится в приземном слое, что связано с более благоприятными условиями для роста и развития ели у поверхности почвы.

Ветви, отходящие на юг и юго-запад от главного побега, плодоносят. Так, на одной из ветвей, диаметр основания которой был равен 6.7 см, протяженность 3.4 м и возраст 40 лет, по данным Е. Н. Литвинцева, насчитывается 118 следов шишек плодоношения 1972 года. Основания ствола ели и нижних ветвей погребены пылевато-песчаными отложениями, которые перенесены ветром. Корневая система представлена мощными боковыми корнями, диаметр основания которых от 3 до 12.8 см; стержневые корни развиты слабо. Глубина ее от поверхности почвы 90 см, от шейки корня — 65 см. Площадь корневой системы ели превышает площадь, прикрытую ветвями. Об этом свидетельствует наличие корней ели в песчано-щебнистых отложениях, которые расположены за пределами распространения нижних ветвей.

В результате погребения ветвей значительная часть их укоренилась (из семи обмеренных модельных ветвей придаточные корни отсутствовали только на двух). Например, ветка, длина которой 3.4 м, погребена песком со значительным участием опада на глубину 20—22.5 см и имела придаточные корни по всей погребенной части, протяженность которой составляла 2.4 м от основания ветви. Диаметр наиболее крупных корней у их основания был равен 1.5—4.0 см. На других ветвях находилось от 5 до 20 и более корней диаметром 0.2—2.0 см; в некоторых случаях у конца погребенной части ветви отмечалась серия мелких корней, диаметр которых менее 0.1 см.

Часть ветвей при образовании на них придаточных корней значительно утолщается в месте прикрепления корня. Например, одна из ветвей третьего порядка имела толщину 1.6 см; выше придаточного корня, диаметр основания которого 2.0 см, толщина ветви была 4.0 см; число годичных слоев на ветви у ее основания 46, число слоев выше придаточного корня — 58. Возможно, этот парадокс связан с прекращением роста ветви по диаметру после возникновения придаточного корня. В таком случае это явление можно рассматривать как определенный этап перехода к автономному существованию укоренившейся ветви. Увеличение диаметра ветвей выше зоны их укоренения отмечал И. Г. Серебряков (1962) у можжевельника *Juniperus turkestanica*. По его мнению, это означает, что почвенное питание укоренившихся ветвей происходит преимущественно за счет собственных придаточных корней; зависимость таких ветвей от «главной» оси и системы главного корня постепенно ослабевает, и со временем парциальные куртины стланца приобретают характер самостоятельных образований.

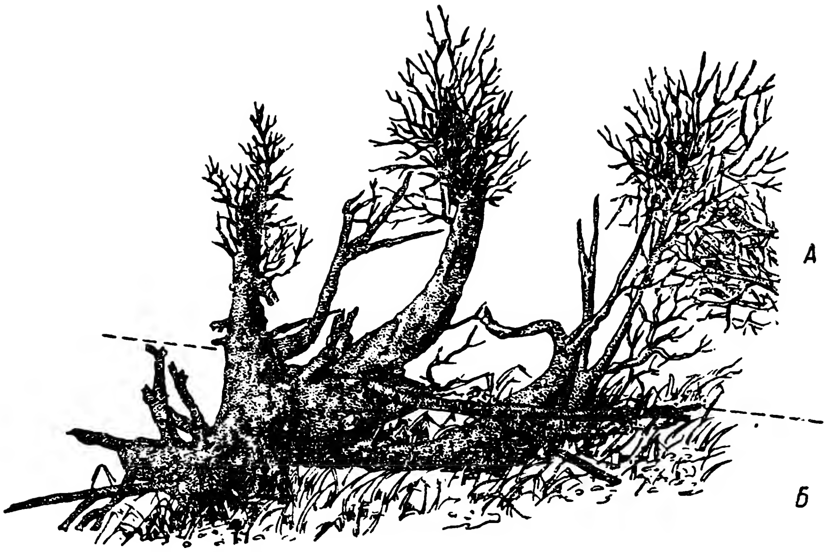


Рис. 1. Раскопанный экземпляр кустарниковой ели *Picea ajanensis*; часть ветвей обрублена (рисунок по фотографии).

А — надземная часть, *Б* — подземная часть.

В результате раскопки модельного экземпляра ели, в подземной части которого наблюдается сложное переплетение корней и погребенных ветвей, установлено, что ствол принял почти горизонтальное, ориентированное в юго-восточном направлении положение, а все растущие вверх побеги являются ветвями. Главный ствол ели хорошо выражен лишь на протяжении 30 см от шейки корня, затем он разделяется на две крупные ветви (рис. 1). Диаметр ствола у шейки корня 30×18 см, число годичных слоев 131; рост по диаметру асимметричный; на пне небольшие пятна гнили.

Таким образом, на экологическом пределе своего распространения, обусловленном жестким ветровым режимом, аянская ель образует стелющиеся кусты, у которых крона представлена сильно развитыми нижними ветвями. При погребении мелкоземом и опадом ветвей происходит их укоренение, в результате чего возникают клоновые кусты ели, что повышает устойчивость этого вида к неблагоприятным факторам среды. В этом отношении поведение аянской ели на ветробойных участках в известной степени сходно с поведением *Picea excelsa* на термическом пределе леса (Колищук, 1966) и *Picea engelmannii* на верхней границе ее распространения (Wardle, 1968).

Сильное развитие нижних ветвей у аянской ели обусловлено не только влиянием ветра, оно вообще характерно для молодых экземпляров этого вида, растущих на хорошо освещенных местах. Это отмечалось нами ранее (Манько, 1967), а также наблюдалось по верхней границе леса (голец Брюс), где на закрытых от ветра местообитаниях у молодых одиночно размещенных елей были хорошо развиты прикорневые ветви, стелющиеся по земле. Степень развития нижних ветвей у ели на ветробойных участках определяется не только направлением ветра, но и фитоценотическими условиями. Так, на северной оконечности п-ова Шмидта у преобладающего числа елей нижние ветви наиболее вытянуты в южном направлении. Однако у отдельных экземпляров, с южной стороны которых произрастают другие виды (лиственница, кедровый стланик, ольха), нижние стелющиеся по земле ветви лучше развиты в северо-западном, ветробойном направлении.

Таким образом, на местообитаниях с суровым ветровым режимом у аянской ели формируется специфический морфологический облик, свидетельствующий о том, что и на верхней границе леса, и на морских побережьях происходит чередование во времени относительно благо-

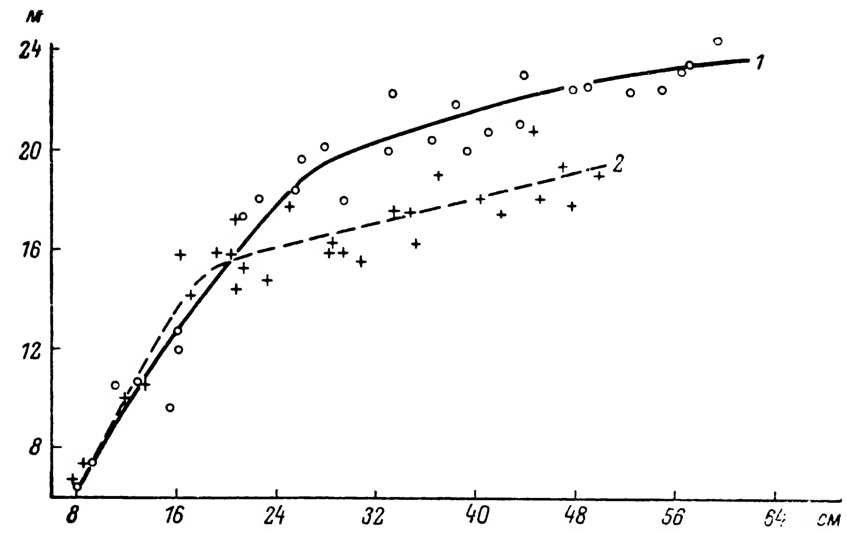


Рис. 2. Зависимость между высотой (м) и диаметром на высоте груди (см) у ели *Picea ajanensis* в ельнике мелкотравно-зеленомошном.

1 — бассейн реки Пильво, 2 — бассейн озера Мончигар.

приятных и неблагоприятных для ели периодов, связанных, видимо, с циклическими колебаниями климата. Только этим можно объяснить гибель ортотропных побегов, которые на протяжении нескольких лет удовлетворительно росли в высоту; с этим также связана многократная смена верхушечных побегов и в целом сильная деформация их. Невольно напрашивается предположение, что на местообитаниях, подверженных жесткому ветровому режиму, существует своеобразный предел высоты, выше которого исключается возможность существования ели в отдельные неблагоприятные для нее периоды.

Степень отрицательного влияния ветра на ель можно отчетливо проследить по морфологии этой древесной породы. Выделяются следующие морфологические особенности ели, связанные с нарастанием неблагоприятного воздействия ветра: деформация вершин в результате частой смены главного побега у деревьев верхнего яруса — флагообразная форма кроны — деформация ствола — кустарниковая форма. В крайних для нее условиях существования ель принимает форму стелющегося растения.

Этим не исчерпывается отрицательное влияние ветра на ель. Нами проведено сравнение высоты ели, растущей в ельнике мелкотравно-зеленомошном в центральной части п-ова Шмидта (бассейн р. Пильво), защищенной от прямого воздействия сильных ветров Восточным и Западным хребтами, и на северной его оконечности (бассейн озера Мончигар), где ветровой режим оказывает большое влияние на размещение растительности. Оказалось, что в разновозрастных древостоях, близких между собой по максимальному возрасту, максимальная высота ели, формирующей верхний ярус в бассейне озера Мончигар, значительно меньше, чем в бассейне р. Пильво. Эта разница отчетливо прослеживается и в средней высоте ступеней толщины, начиная с 24 см (рис. 2). Тонкомерные ели диаметром до 16—18 см, находящиеся под защитой материнского полога, не испытывают отрицательного воздействия ветра и поэтому высота их на сравниваемых участках близка.

Если оценивать влияние ветра на еловые сообщества, то можно отметить следующие этапы, связанные с нарастанием неблагоприятного воздействия этого фактора: уменьшение производительности древостоя — изреживание древостоев — снижение эдификаторной роли ели как следствие ослабления ее конкурентной способности на ветробойных участках — потеря елью эдификаторной роли.

В целом аянская ель в местообитаниях с суровым ветровым режимом проявляет широкую морфологическую пластичность. Особенно хорошо это прослеживается на тех участках морского побережья, где ухудшение экологических условий преимущественно связано с воздействием ветра и не сопровождается резким снижением теплообеспеченности до уровня, при котором невозможно произрастание ели.

К адаптивным реакциям аянской ели на экстремальные ветровые условия следует отнести укоренение погребенных ветвей и развитие на них генеративных органов. Случаи укоренения ветвей у аянской ели на экологическом пределе ее распространения отмечались и ранее (Розенберг, 1951), но до сих пор не выявлена возможность самостоятельного существования экземпляров, развившихся из отводков. Однако бесспорно то, что укоренение ветвей способствует биологической устойчивости ели в экстремальных условиях и повышению ее конкурентной способности.

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров А. В. (1971). Биоэкологические особенности лиственницы курильской на Камчатке. Тезисы Всесоюзного совещания по вопросам адаптации растений к экстремальным условиям среды в северных районах СССР. — Гулисашвили В. З. (1956). Горное лесоводство для условий Кавказа. — Ефремов Д. Ф. (1965). Образование придаточной корневой системы у лиственницы курильской в условиях центральной части полуострова Камчатки. Тр. ДальНИИЛХ, 7. — Колищук В. Г. (1966). Динамические тенденции растительных сообществ Карпат у верхнего предела лесов. В кн.: Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. — Куренцова Г. Э. (1969). Особенности флоры и растительности малых островов Южного Приморья. В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. — Манько Ю. И. (1967). Пихтово-еловые леса северного Сихоте-Алиня. Естественное возобновление, строение и развитие. — Манько Ю. И., В. П. Ворошилов. (1971). О северном пределе распространения ели *Picea ajanensis* в материковой части Дальнего Востока. Бот. ж., 56, 9. — Манько Ю. И., В. П. Ворошилов. (1973). Растительность хребта Кондер (Хабаровский край). Комаровские чтения, XX. — Манько Ю. И., В. П. Ворошилов. (1974). Аянские ельники верхней части бассейна р. Селемджа. В кн.: Лесоводственные аспекты изучения растительного покрова Дальнего Востока. Тр. Биолого-почвенного инст. ДВНЦ АН СССР, нов. сер., 23 (126). — Молчанов А. А. (1973). Влияние леса на окружающую среду. — Морозов Г. Ф. (1970). Учение о лесе. Избр. тр., I. — Нестеров Н. С. (1960). Очерки по лесоведению. — Розенберг В. А. (1951). О вегетативном размножении аянской ели. Сообщ. ДВФАН СССР, 2, ботаника и растениеводство. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Ткаченко М. Е. (1955). Общее лесоводство. — Dengler A. (1930). Ökologie des Waldes mit besonderer Berücksichtigung des deutsches Wirtschaftswaldes. — Schmidt—Vogt H. (1972). Studien zur morfologischen Variabilität der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). Allgemeine Forst- und Jagdzeitung, 143, H. 7, 9, 11. — Wardle P. (1968). Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Engel.) at its upper limits on the front range. Colorado. Ecology, 49, 3.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
АН СССР,
г. Владивосток.

Получено 2 I 1975.

УДК 632.51: 581.9 (470.341)

Е. В. Шлякова

СЕГЕТАЛЬНАЯ ФЛОРА ГОРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

E. V. SHLYAKOVA. SEGETAL FLORA OF GORKI DISTRICT

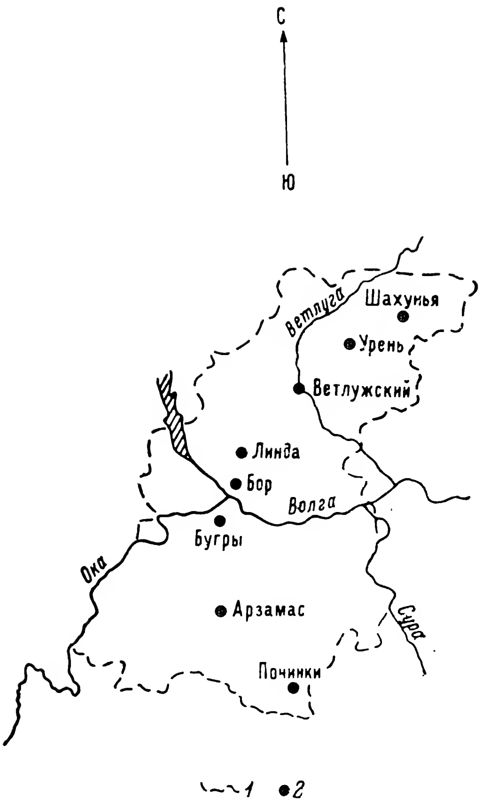
Приводятся данные, собранные автором при обследовании посевов Горьковской области в 1974 г. Имеется список видов основных засорителей посевов различных культур. В составе сегетальной сорной флоры обнаружено 139 видов: 85 видов однолетних растений и 54 многолетних. Установлена приуроченность отдельных сорных видов к определенным хозяйственно-биологическим группам возделываемых растений. Выделяется группа сегетальных сорных степных и лесостепных видов, которые произрастают в основном в посевах на правобережье Волги, в зоне широколиственных лесов.

Некоторые из них продвинулись на левобережье, в таежную часть области. За последние 25 лет засоренность посевов значительно снизилась благодаря севооборотам, правильным механическим обработкам и применению гербицидов.

В 1974 г. мы продолжали исследования засоренности посевов лесной полосы европейской части СССР и изменений сегетальной флоры в связи с изменением видового состава культурных растений (возделываемых в последние годы) и агротехники их выращивания.

В Горьковской области мы обследовали посевы в 12 хозяйствах, расположенных на левом берегу Волги, в районах городов и населенных пунктов Шахуньи, Урени, ж.-д. станции Ветлужской, Линды, Бора и на правом берегу в районах Бугров, Арзамаса, Починок (см. рисунок).

Северная половина Горьковской области, т. е. левобережье Волги, относится к тайге. Почвы здесь пылевато-суглинистые подзолистые и дерново-подзолистые. Южная половина области (правобережье Волги) входит в подзону широколиственных лесов с серыми лесными почвами, выщелоченными и деградированными черноземами. Различные по природным условиям части области различаются и по набору возделываемых культур. На правобережье Волги основной культурой является озимая пшеница Мироновская 808, меньшие площади занимает озимая рожь (сорта Вятка 2, Крупнозерная, Харьковская). На левобережье бо́льшие площади заняты озимой рожью.



1 — граница Горьковской области; *2* — населенные пункты, в окрестностях которых автор обследовал посевы для выявления видового состава сорняков и степени засорения.

Основные засорители посевов озимых культур на правобережье (в порядке уменьшения обилия и встречаемости): *Tripleurospermum inodorum*, *Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis*, *Chenopodium album*, *Malva neglecta*, *Delphinium consolida*, *Polygonum convolvulus*, *Stachys neglecta*, *Plantago major*, *Polygonum lapathifolium*, *Viola arvensis*, *Artemisia absinthium*, *Centaurea cyanus*; на левобережье: *Gnaphalium uliginosum*, *Tripleurospermum inodorum*, *Equisetum arvense*, *Galeopsis bifida*, *Plantago major*, *Apera spica-venti*, *Centaurea cyanus*, *Elytrigia repens*, *Sonchus arvensis*, *Polygonum lapathifolium*, *Potentilla norvegica*, *Achillea millefolium*, *Trifolium arvense*, *Matricaria matricarioides*, *Galeopsis ladanum*, *Stachys palustris*, *Potentilla intermedia*, *Rumex acetosella*, *Artemisia vulgaris*, *Polygonum convolvulus*, *Juncus bufonius*, *Erigeron canadensis*, *Scleranthus annuus*.[1]

Из яровых культур в области выращиваются ячмень сортов Винер и Сувенир (высота растений 100—110 см), овес Московский 120 (высота 110—115 см), яровая пшеница Лютесценс 062 (высота 100 см), гречиха сорта Богатырь (на удобренных участках образует сплошные массивы высотой 70 см), просо (только на правобережье, высотой 60—70 см). В посевах яровых культур на правобережье наиболее распространенными

---

[1] Названия видов даны по «Флоре СССР» (1934—1964) и «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964).

В целом аянская ель в местообитаниях с суровым ветровым режимом проявляет широкую морфологическую пластичность. Особенно хорошо это прослеживается на тех участках морского побережья, где ухудшение экологических условий преимущественно связано с воздействием ветра и не сопровождается резким снижением теплообеспеченности до уровня, при котором невозможно произрастание ели.

К адаптивным реакциям аянской ели на экстремальные ветровые условия следует отнести укоренение погребенных ветвей и развитие на них генеративных органов. Случаи укоренения ветвей у аянской ели на экологическом пределе ее распространения отмечались и ранее (Розенберг, 1951), но до сих пор не выявлена возможность самостоятельного существования экземпляров, развившихся из отводков. Однако бесспорно то, что укоренение ветвей способствует биологической устойчивости ели в экстремальных условиях и повышению ее конкурентной способности.

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров А. В. (1971). Биоэкологические особенности лиственницы курильской на Камчатке. Тезисы Всесоюзного совещания по вопросам адаптации растений к экстремальным условиям среды в северных районах СССР. — Гулисашвили В. З. (1956). Горное лесоводство для условий Кавказа. — Ефремов Д. Ф. (1965). Образование придаточной корневой системы у лиственницы курильской в условиях центральной части полуострова Камчатки. Тр. ДальНИИЛХ, 7. — Колищук В. Г. (1966). Динамические тенденции растительных сообществ Карпат у верхнего предела лесов. В кн.: Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. — Куренцова Г. Э. (1969). Особенности флоры и растительности малых островов Южного Приморья. В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. — Манько Ю. И. (1967). Пихтово-еловые леса северного Сихоте-Алиня. Естественное возобновление, строение и развитие. — Манько Ю. И., В. П. Ворошилов. (1971). О северном пределе распространения ели *Picea ajanensis* в материковой части Дальнего Востока. Бот. ж., 56, 9. — Манько Ю. И., В. П. Ворошилов. (1973). Растительность хребта Кондер (Хабаровский край). Комаровские чтения, XX. — Манько Ю. И., В. П. Ворошилов. (1974). Аянские ельники верхней части бассейна р. Селемджа. В кн.: Лесоводственные аспекты изучения растительного покрова Дальнего Востока. Тр. Биолого-почвенного инст. ДВНЦ АН СССР, нов. сер., 23 (126). — Молчанов А. А. (1973). Влияние леса на окружающую среду. — Морозов Г. Ф. (1970). Учение о лесе. Избр. тр., I. — Нестеров Н. С. (1960). Очерки по лесоведению. — Розенберг В. А. (1951). О вегетативном размножении аянской ели. Сообщ. ДВФАН СССР, 2, ботаника и растениеводство. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Ткаченко М. Е. (1955). Общее лесоводство. — Dengler A. (1930). Ökologie des Waldes mit besonderer Berücksichtigung des deutsches Wirtschaftswaldes. — Schmidt—Vogt H. (1972). Studien zur morfologischen Variabilität der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). Allgemeine Forst- und Jagdzeitung, 143, H. 7, 9, 11. — Wardle P. (1968). Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Engel.) at its upper limits on the front range. Colorado. Ecology, 49, 3.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
АН СССР,
г. Владивосток.

Получено 2 I 1975.

УДК 632.51: 581.9 (470.341)

Е. В. Шлякова

СЕГЕТАЛЬНАЯ ФЛОРА ГОРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

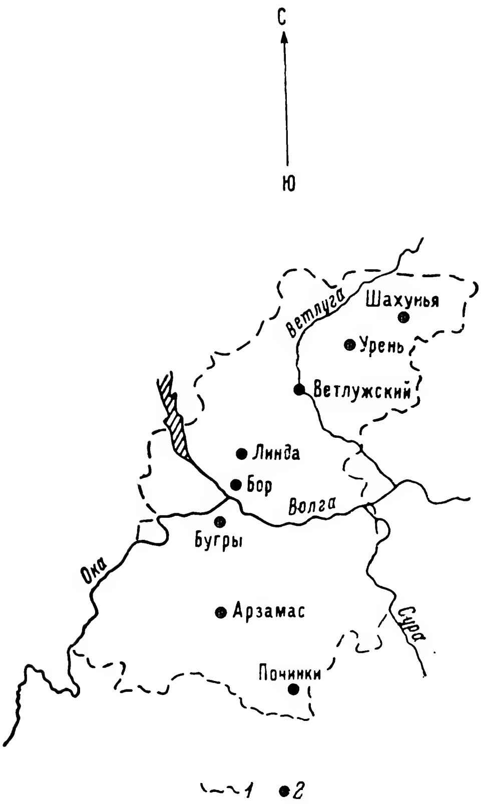
E. V. SHLYAKOVA. SEGETAL FLORA OF GORKI DISTRICT

Приводятся данные, собранные автором при обследовании посевов Горьковской области в 1974 г. Имеется список видов основных засорителей посевов различных культур. В составе сегетальной сорной флоры обнаружено 139 видов: 85 видов однолетних растений и 54 многолетних. Установлена приуроченность отдельных сорных видов к определенным хозяйственно-биологическим группам возделываемых растений. Выделяется группа сегетальных сорных степных и лесостепных видов, которые произрастают в основном в посевах на правобережье Волги, в зоне широколиственных лесов.

Некоторые из них продвинулись на левобережье, в таежную часть области. За последние 25 лет засоренность посевов значительно снизилась благодаря севооборотам, правильным механическим обработкам и применению гербицидов.

В 1974 г. мы продолжали исследования засоренности посевов лесной полосы европейской части СССР и изменений сегетальной флоры в связи с изменением видового состава культурных растений (возделываемых в последние годы) и агротехники их выращивания.

В Горьковской области мы обследовали посевы в 12 хозяйствах, расположенных на левом берегу Волги, в районах городов и населенных пунктов Шахуньи, Урени, ж.-д. станции Ветлужской, Линды, Бора и на правом берегу в районах Бугров, Арзамаса, Починок (см. рисунок).



1 — граница Горьковской области; *2* — населенные пункты, в окрестностях которых автор обследовал посевы для выявления видового состава сорняков и степени засорения.

Северная половина Горьковской области, т. е. левобережье Волги, относится к тайге. Почвы здесь пылевато-суглинистые подзолистые и дерново-подзолистые. Южная половина области (правобережье Волги) входит в подзону широколиственных лесов с серыми лесными почвами, выщелоченными и деградированными черноземами. Различные по природным условиям части области различаются и по набору возделываемых культур. На правобережье Волги основной культурой является озимая пшеница Мироновская 808, меньшие площади занимает озимая рожь (сорта Вятка 2, Крупнозерная, Харьковская). На левобережье бо́льшие площади заняты озимой рожью.

Основные засорители посевов озимых культур на правобережье (в порядке уменьшения обилия и встречаемости): *Tripleurospermum inodorum*, *Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis*, *Chenopodium album*, *Malva neglecta*, *Delphinium consolida*, *Polygonum convolvulus*, *Stachys neglecta*, *Plantago major*, *Polygonum lapathifolium*, *Viola arvensis*, *Artemisia absinthium*, *Centaurea cyanus*; на левобережье: *Gnaphalium uliginosum*, *Tripleurospermum inodorum*, *Equisetum arvense*, *Galeopsis bifida*, *Plantago major*, *Apera spica-venti*, *Centaurea cyanus*, *Elytrigia repens*, *Sonchus arvensis*, *Polygonum lapathifolium*, *Potentilla norvegica*, *Achillea millefolium*, *Trifolium arvense*, *Matricaria matricarioides*, *Galeopsis ladanum*, *Stachys palustris*, *Potentilla intermedia*, *Rumex acetosella*, *Artemisia vulgaris*, *Polygonum convolvulus*, *Juncus bufonius*, *Erigeron canadensis*, *Scleranthus annuus*.[1]

Из яровых культур в области выращиваются ячмень сортов Винер и Сувенир (высота растений 100—110 см), овес Московский 120 (высота 110—115 см), яровая пшеница Лютесценс 062 (высота 100 см), гречиха сорта Богатырь (на удобренных участках образует сплошные массивы высотой 70 см), просо (только на правобережье, высотой 60—70 см). В посевах яровых культур на правобережье наиболее распространенными сорными видами являются *Convolvulus arvensis*, *Cirsium setosum*, *Tripleurospermum inodorum*, *Galeopsis ladanum*, *Sonchus arvensis*, *Polygonum lapathifolium*, *P. convolvulus*, *Equisetum arvense*, *Euphorbia virgata*, *Cichorium intybus*, *Tanacetum vulgare*, *Erodium cicutarium*; на левом берегу: *Tripleurospermum inodorum*, *Galeopsis bifida*, *Polygonum lapathifolium*, *Gnaphalium uliginosum*, *Equisetum sylvaticum*, *Chenopodium album*, *Cirsium setosum*, *Gypsophila muralis*, *Spergula sativa*, *Plantago major*, *Galeopsis ladanum*, *Sonchus arvensis*, *Stachys palustris*, *Viola arvensis*, *Galeposis speciosa*, *Raphanus raphanistrum*, *Rumex acetosella*, *Apera spica-venti*, *Achillea millefolium*, *Linaria vulgaris*, *Capsella bursa-pastcris*, *Fumaria officinalis*, *Erysimum cheiranthoides*.

---

[1] Названия видов даны по «Флоре СССР» (1934—1964) и «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964).

Основные сорняки проса: *Convolvulus arvensis*, *Polygonum lapathifolium*, *Sonchus arvensis*, *Amaranthus retroflexus*, *Galeopsis ladanum*, *Linaria vulgaris*, *Tripleurospermum inodorum*, *Fumaria officinalis*, *Plantago major*.

Посевы яровых зерновых в Горьковской области систематически обрабатываются гербицидами — в основном препаратами 2.4-Д, 2М-4Х. Все обработанные гербицидами посевы были в основном чистыми от сорняков. Однако *Tripleurospermum inodorum*, *Gnaphalium uliginosum*, *Gypsophila muralis* не страдали от гербицидов, а *Equisetum arvense* после обработки отрастал вновь.

Из пропашных культур здесь выращиваются кукуруза (которая на правобережье достигает высоты 200 см), подсолнечник (150 см), картофель, лук, кормовая свекла, морковь. Посевы пропашных культур подвергаются систематическим обработкам в междурядьях до определенной стадии развития культурных растений; поэтому сорные растения произрастают только в рядках, создавая иногда обильное засорение. Многие посевы картофеля, лука (сотни гектаров), кормовой свеклы и моркови были совершенно чистыми. Основными засорителями посевов пропашных на правобережье являются: *Chenopodium album*, *Echinochloa crus-galli*, *Convolvulus arvensis*, *Amaranthus retroflexus*, *Polygonum lapathifolium*, *Centaurea cyanus*, *Equisetum arvense*, *Polygonum convolvulus*, *Tripleurospermum inodorum*, *Cirsium setosum*, *Galeopsis ladanum*, *Viola arvensis*, *Sonchus arvensis*, *Gypsophyla muralis*, *Crepis tectorum*, *Lappula myosotis*, *Raphanus raphanistrum*, *Erodium cicutarium*, *Setaria glauca*, *Chenopodium glaucum*, *Galium aparine*, *Fumaria officinalis*; на левобережье: *Polygonum lapathifolium*, *Sonchus arvensis*, *Echinochloa crus-galli*, *Chenopodium album*, *Equisetum arvense*, *Matricaria matricarioides*, *Tripleurospermum inodorum*, *Polygonum convolvulus*, *Stachys palustris*, *Amaranthus retroflexus*.

Многолетние травы занимают значительные площади в севооборотах хозяйств области: на правобережье люцерна, на левобережье — клевер. Наиболее обременительными сорными растениями многолетних трав на правобережье являются: *Taraxacum officinale*, *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, *Tripleurospermum inodorum*, *Convolvulus arvensis*, *Artemisia absinthium*, *Leontodon autumnalis*; на левобережье: *Plantago major*, *Gnaphalium uliginosum*, *Gypsophila muralis*, *Tripleurospermum inodorum*, *Achillea millefolium*, *Spergularia rubra*, *Rumex acetosella*, *Taraxacum officinale*.

Как и в хозяйствах остальных районов лесной зоны европейской части СССР, в Горьковской области широко используются смеси однолетних культур: овса и вики, овса и гороха, овса, вики, гороха и подсолнечника. Основные засорители однолетних травосмесей: из однолетников — *Centaurea cyanus*, *Chenopodium album*, *Galeopsis bifida*, *G. ladanum*, *Gnaphalium uliginosum*, *Raphanus raphanistrum*, *Stachys neglecta*, *Tripleurospermum inodorum*, из многолетников — *Cirsium setosum*, *Linaria vulgaris*, *Plantago major*, *Sonchus arvensis*, *Taraxacum officinale*.

Приуроченность видов сорняков к хозяйственно-биологическим группам культурных растений показана в табл. 1.

Из таблицы видно, какие виды способны произрастать в условиях посевов озимых, яровых и пропашных культур, многолетних и однолетних трав. Эти данные свидетельствуют о биологической лабильности сегетальных сорных видов в условиях Горьковской области, об их широкой эко-

ТАБЛИЦА 1

Приуроченность некоторых сорных видов к посевам различных культур в Горьковской области

Вид	Зерновые		Пропашные	Многолетние травы	Однолетние травосмеси
	озимые	яровые			
	число полей, на которых встречается вид				
Achillea millefolium	13	7	5	2	2
Amaranthus retroflexus	4	3	22	1	3
Apera spica-venti	27	11	—	2	1
Artemisia absinthium	10	7	—	8	1
A. vulgaris	9	2	2	1	—
Brassica campestris	—	1	7	—	1
Capsella bursa-pastoris	5	12	7	3	—
Centaurea cyanus	29	23	17	3	16
Chenopodium album	18	22	49	7	17
Cichorium intybus	5	8	1	4	2
Cirsium setosum	35	41	13	9	11
Convolvulus arvensis	14	24	18	5	4
Crepis tectorum	4	8	7	—	1
Delphinium consolida	12	1	—	—	—
Echinochloa crus-galli	1	4	38	1	2
Elytrigia repens	19	6	3	3	3
Equisetum arvense	27	28	22	5	5
Erigeron canadensis	9	2	1	2	—
Erodium cicutarium	—	7	11	—	2
Erysimum cheiranthoides	1	9	2	1	1
Euphorbia virgata	2	7	6	4	1
Fumaria officinalis	—	11	13	—	1
Galeopsis bifida	28	29	11	—	7
G. ladanum	18	25	12	4	9
G. speciosa	3	13	2	—	2
Gnaphalium uliginosum	37	22	11	4	7
Gypsophila muralis	10	18	9	9	5
Knautia arvensis	6	7	3	1	—
Linaria vulgaris	4	11	1	7	7
Lappula myosotis	1	4	8	2	—
Malva neglecta	10	1	5	3	2
Matricaria matricarioides	11	9	8	3	5
Melandrium album	3	5	1	1	—
Mentha arvensis	4	1	1	1	—
Myosotis arvensis	5	5	1	1	—
Plantago major	32	18	7	10	11
Polygonum aviculare	6	1	6	5	3
P. convolvulus	15	19	17	2	5
P. lapathifolium	18	32	35	3	8
Potentilla norvegica	13	4	—	1	4
Raphanus raphanistrum	5	13	25	1	12
Scleranthus annuus	6	3	1	1	1
Setaria glauca	—	3	7	1	—
Silene cucubalus	3	6	2	5	—
Sonchus arvensis	24	20	16	6	7
Sinapis arvensis	—	2	3	2	—
Spergula arvensis	3	5	3	1	4
S. sativa	1	15	7	2	5
Stachys neglecta	7	9	3	2	12
S. palustris	12	18	8	—	—
Stellaria media	1	6	5	1	—
Taraxacum officinale	7	2	3	4	5
Thlaspi arvense	1	5	6	1	1
Trifolium arvense	14	5	6	1	—
Tripleurospermum inodorum	49	37	19	11	11
Viola arvensis	18	17	11	3	2

логической амплитуде. Однако выделяется группа видов, чаще встречающихся в посевах зерновых культур; это однолетники — *Delphinium consolida*, *Erigeron canadensis*, *Trifolium arvense*, многолетники — *Achillea millefolium*, *Plantago major*, *Taraxacum officinale*.

В группу видов, довольно часто встречающихся в посевах как зерновых, так и пропашных культур, входят: однолетники — *Centaurea cyanus*, *Chenopodium album*, *Galeopsis bifida*, *G. ladanum*, *Gnaphalium uliginosum*, *Matricaria matricarioides*, *Polygonum convolvulus*, *P. lapathifolium*, *Viola arvensis*; многолетники — *Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis*, *Equisetum arvense*, *Sonchus arvensis*.

Виды, чаще встречающиеся в посевах пропашных и яровых культур: *Erodium cicutarium*, *Fumaria officinalis*; чаще встречающиеся в посевах пропашных культур — *Amaranthus retroflexus*, *Echihochloa crus-galli*.

Виды, наиболее распространенные в зерновых культурах и в посевах многолетних трав: *Artemisia absinthium*, *Plantago major*, *Taraxacum officinale*, *Tripleurospermum inodorum*, *Silene cucubalus*.

Группа видов, не выдерживающих механической обработки пропашных культур: *Apera spica-venti*, *Artemisia absinthium*, *Delphinium consolida*, *Trifolium arvense*.

В таблице четко выражено угнетающее влияние на сорняки многолетних трав и травосмесей однолетников. Лишь небольшая группа видов в посевах этих растений имеет высокий процент встречаемости, близкий к встречаемости в посевах других культур. Это прежде всего виды, приводившиеся выше как основные засорители однолетних травосмесей. Большая часть из них характерна и для многолетних трав. Данные таблицы позволяют сделать вывод, что травосмеси однолетних культур могут служить средством борьбы с сорными растениями.

Состав сегетальных сорных растений, засоряющих возделываемые культуры, по биологическим группам приведен в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Биологический состав сегетальных сорных растений в Горьковской области

Хозяйственно-биологические группы культурных растений	Левобережье			Правобережье		
	всего видов сорняков	в том числе		всего видов сорняков	в том числе	
		однолетников	многолетников		однолетников	многолетников
Озимые	73	41	32	70	40	30
Яровые	70	43	27	83	46	37
Пропашные	57	39	18	72	52	20
Многолетние травы	50	27	23	54	25	29
Однолетние травосмеси	48	31	17	26	15	11

Списки сегетальных сорных растений Горьковской области (по современному административному делению) опубликованы в работах А. Н. Краснова (1884), Ф. С. Ненюкова (1912), С. С. Станкова (1926), З. Е. Тихоновой (1937, 1947,), В. Ф. Шубина (1937), И. Г. Конурова (1940), Н. Г. Кузьмина (1940), А. С. Фатьянова (1948), в «Агротехнических рекомендациях» (1969) и «Рекомендациях по борьбе с овсюгом» (1972).

В табл. 3 мы приводим наши данные о сорных видах в посевах на левобережье и правобережье Волги в пределах Горьковской области (как разных флористических районах) в сравнении с соответствующими данными Тихоновой (1949). Прежде всего из таблицы видно, что засоренность посевов в Горьковской области сильно сократилась. Однако встречаемость *Chenopodium album*, *Tripleurospermum inodorum* и *Plantago major* немного выше, чем в 1949 г. Видимо, устойчивые к гербицидам марь белая, трех-

ТАБЛИЦА 3

Встречаемость сегетальных сорных видов в посевах на левобережье и правобережье Волги в пределах Горьковской области

Вид	Левобережье			Правобережье		
	данные Шляковой 1974 г.		данные Тихоновой (1949)	данные Шляковой 1974 г.		данные Тихоновой (1949)
	число полей, на которых встречен вид, %	в том числе с обилием 3 и 4 балла (по А. И. Мальцеву)		число полей, на которых встречен вид, %	в том числе с обилием 3 и 4 балла (по А. И. Мальцеву)	
Achillea millefolium	18	5	73.3	7	—	27.3
A. nobilis	—	—	—	1	—	—
Agrostis alba	4.6	0.8	—	3	1	—
Amaranthus retroflexus	4.1	5	—	25	11	—
Apera spica-venti	28	9	22.7	6	3	11
Artemisia absinthium	6.8	2	—	18	6	15.7
A. vulgaris	6.8	0.8	—	6	—	—
Atriplex patula	—	—	—	4	1	—
Avena fatua	0.8	—	—	3	—	—
Barbarea vulgaris	0.8	—	—	—	—	—
Berteroa incana	—	—	—	5	—	—
Bidens tripartita	2.2	0.8	—	—	—	—
Brassica campestris	5.3	0.8	—	3	—	—
Bunias orientalis	—	—	—	1	—	—
Capsella bursa-pastoris	11.4	—	—	10	—	—
Carduus crispus	0.8	—	—	1	—	—
Carum carvi	—	—	—	1	—	—
Centaurea cyanus	44	15	80.6	33	6	68.1
C. jacea	0.8	—	—	—	—	—
Cerastium holosteoides	6.6	4	—	—	—	—
Chamaenerion angustifolium	0.8	—	—	—	—	—
Chenopodium album	48.8	25	45	54	27	64.2
Ch. glaucum	3	—	—	6	—	—
Ch. polyspermum	—	—	—	7	—	—
Cichorium intybus	0.8	—	—	19	1	21.8
Cirsium setosum	45.5	30	58.8	55	27	71.9
Convolvulus arvensis	1.4	—	—	63	36	80
Crepis tectorum	6	—	—	11	—	—
Delphinium consolida	—	—		13	3	27.3
Echinochloa crus-galli	16.8	9.5	—	24	10	—
Echium vulgare	—	—	—	1	—	—
Elytrigia repens	19.7	7	29.3	11	7	26
Epilobium roseum	3	—	—	1	1	—
Equisetum arvense	47	25	50.4	25	11	61.9
E. pratense	1.5	—	—	—	—	—
E. silvaticum	58.3	5	—	—	—	—
Erigeron canadensis	6.8	—	—	5	—	—
Erodium cicutarium	6	1.5	—	12	—	—
Erysimum cheiranthoides	9.1	0.8	—	3	—	—
Euphorbia virgata	0.8	—	6.1	22	2	35.2
Euphrasia sp.	1.4	—	—	—	—	—
Fumaria officinalis	9.9	0.8	4	12	—	35.5
Galeopsis bifida	51.1	9	—	11	—	—
G. ladanum	26	4	61.3	33	2	28
G. pubescens	0.8	—	—	—	—	—
G. speciosa	14.5	0.8	26.5	3	1	28
G. tetrahit	—	—	—	1	—	—
Galium aparine	0.8	—	—	6	4	—
Gnaphalium uliginosum	54.2	40	—	11	—	—
G. silvaticum	0.8	—	—	—	—	—
Gypsophila muralis	24.6	20	—	20	—	—
Herniaria polygama	—	—	—	4	2	—
Juncus bufonius	6.8	5	—	—	—	—
Knautia arvensis	4.6	3	—	12	—	50.2

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Вид	Левобережье			Правобережье		
	данные Шляковой 1974 г.		данные Тихоновой (1949)	данные Шляковой 1974 г.		данные Тихоновой (1949)
	число полей, на которых встречен вид, %	в том числе с обилием 3 и 4 балла (по А. И. Мальцеву)		число полей, на которых встречен вид, %	в том числе с обилием 3 и 4 балла (по А. И. Мальцеву)	
Lactuca serriola	—	—	—	2	—	—
L. tatarica	—	—	—	1	—	—
Lamium amplexicaule	—	—	—	2	—	—
L. purpureum	—	—	—	1	—	—
Lappa tomentosa	0.8	—	—	3	—	—
Lappula myosotis	—	—	—	14	—	—
Leontodon autumnalis	13	1.5	—	4	—	—
Lepidium ruderale	0.8	—	—	2	—	—
Leucanthemum vulgare	1.4	—	—	3	—	—
Linaria vulgaris	16	—	21.1	11	—	64.7
Lolium remotum	1.4	—	—	—	—	—
Lycopsis arvensis	—	—	—	2	—	—
Malva neglecta	0.8	—	—	21	2	—
Matricaria matricarioides	25.2	9	—	4	—	—
Medicago lupulina	—	—	—	1	—	—
Melandrium album	1.4	—	—	8	—	—
Melilotus albus	—	—	—	1	—	—
Mentha arvensis	4.6	3	—	1	—	—
Myosotis arvensis	8.3	2	—	2	—	—
M. micrantha	3	1.5	—	1	—	—
Neslia paniculata	—	—	—	1	—	—
Nonea pulla	—	—	—	3	—	—
Odontites rubra	1.4	—	—	4	—	—
Phragmites communis	—	—	—	1	—	—
Picris hieracioides	—	—	—	2	—	—
Pimpinella saxifraga	0.8	—	—	3	—	—
Plantago lanceolata	4	2	—	—	—	—
P. major	47	30	24.8	15	5	11.3
Polycnemum arvense	—	—	—	1	—	—
Polygonum aviculare	13	4	—	6	—	—
P. convolvulus	22	1	34.1	30	14	30.1
P. dumetorum	—	—	—	1	—	—
P. hydropiper	4	3	—	—	—	—
P. lapathifolium	52	16	—	34	12	—
P. minus	0.8	—	—	—	—	—
Potentilla anserina	1.8	—	—	4	—	—
P. argentea	1.4	—	—	2	1	—
P. intermedia	8	5	—	3	—	—
P. norvegica	16.8	7	—	1	—	—
Raphanus raphanistrum	32	5	25.9	16	1	21.4
Ranunculus repens	1.4	—	—	—	—	—
Rorippa islandica	6.8	—	—	—	—	—
Rumex acetosella	17	6	63.7	7	—	19.7
R. aquaticus	—	—	—	2	—	—
R. crispus	0.8	—	—	3	—	—
R. longifolius	3	—	—	2	—	—
Sagina procumbens	0.8	—	—	—	—	—
Sanguisorba officinalis	—	—	—	1	—	—
Scleranthus annuus	8.5	4	12.5	1	—	18.1
Sedum purpureum	—	—	—	1	—	—
Senecio vulgaris	0.8	—	—	—	—	—
Setaria glauca	0.8	—	—	10	—	—
S. viridis	0.8	—	—	1	—	—
Silene cucubalus	1.4	—	4.3	14	—	45.1
Sinapis arvensis	—	—	—	7	7	—
Sisymbrium loeselii	—	—	—	3	—	—
Solanum nigrum	0.8	—	—	—	—	—
Sonchus arvensis	45	24	47	24	6	65.9
S. asper	—	—	—	4	—	—
S. oleraceus	—	—	—	3	—	—

Таблица 3 (*продолжение*)

Вид	Левобережье			Правобережье		
	данные Шляковой 1974 г.		данные Тихоновой (1949)	данные Шляковой 1974 г.		данные Тихоновой (1949)
	число полей, на которых встречен вид, %	в том числе с обилием 3 и 4 балла (по А. И. Мальцеву)		число полей, на которых встречен вид, %	в том числе с обилием 3 и 4 балла (по А. И. Мальцеву)	
Spergula arvensis	11	3	—	2	—	—
S. sativa	23	3	—	2	—	—
Spergularia rubra	8.3	7	—	—	—	—
Stachys neglecta	—	—	—	33	12	21.2
S. palustris	23	5	37	9	—	31.4
Stellaria graminea	1.4	—	17.2	1	—	17.2
S. media	6.8	1	15.2	7	5	2.1
Tanacetum vulgare	4.6	—	—	16	—	—
Taraxacum officinale	4.6	1.5	—	12	—	—
Thlaspi arvense	3	—	—	8	—	—
Trifolium arvense	23	0.7	—	4	—	—
T. hybridum	—	—	—	1	—	—
T. repens	0.8	—	—	—	—	—
Tripleurospermum inodorum	68	40	54.6	44	13	38.9
Tussilago farfara	0.8	—	—	1	—	—
Veronica serpyllifolia	0.8	—	—	—	—	—
V. agrestis	0.8	—	—	—	—	—
V. didyma	0.8	—	—	—	—	—
Vicia angustifolia	1.4	—	—	—	—	—
V. cracca	3	—	—	2	—	—
V. hirsuta	5.3	0.6	—	5	—	—
V. sativa	6.1	—	—	3	—	—
V. tetrasperma	—	—	—	0.8	—	—
Viola arvensis	25.2	9	—	19	7	—
Xantium strumarium	—	—	—	1	—	—

реберник непахучий и подорожник большой при полной гибели других видов приобрели повышенную конкурентоспособность в посевах.

Среди сорных растений правобережья выделяется группа видов степных и лесостепных по происхождению. На левом берегу Волги эти виды, по данным Тихоновой, 25 лет тому назад не произрастали. Их современное распространение показано в табл. 4.

Характерная особенность группы степных и лесостепных видов — их требовательность к почве. Являясь по своей природе нитрофилами и кальцефилами, они способны расти в нечерноземной зоне левобережья только на участках с большим количеством органических удобрений. Указанные виды требовательны и к теплу.

Среди группы степных и лесостепных видов выделяются виды, которые в качестве сегетальных не выходят за пределы черноземных почв. К ним относятся *Sisymbrium loeselii*, *Stachys neglecta*, *Lactuca serriola*. Однако в нечерноземной зоне эти виды произрастают как рудеральные и даже способны достигать пределов земледелия (Флора Мурманской области, 1956, 1966).

Другая часть степных и лесостепных видов заходит на левобережье в качестве сегетальных сорняков. Так, *Cichorium intybus* мы собрали в посевах ячменя на ст. Ветлужской; в Урени на поле овса у коровника произрастают *Convolvulus arvensis* и *Echinochloa crus-galli*, а *Artemisia absinthium* засоряют посевы даже в Шахунье, на крайнем севере области. *Amaranthus retroflexus* обильна в посевах пропашных культур в районе Бора, т. е. вблизи г. Горького, но не встречена в посевах зерновых и травосмесей. В окрестностях Линды щирица запрокинутая обнаружена нами около поля озимой пшеницы.

ТАБЛИЦА 4

Встречаемость степных и лесостепных сорных видов в посевах на левобережье и правобережье Волги в пределах Горьковской области

Вид	Правобережье			Левобережье			
	Починки	Арзамас	Бугры	Бор	Линда	Урень	Шахунья
Amaranthus retroflexus	27	37	—	50	5	—	—
Artemisia absinthium	20	3	35	5	3	3	30
Cichorium intybus	20	13	3	—	—	—	—
Convolvulus arvensis	70	50	65	—	7	6	—
Delphinium consolida	0.2	8	4	—	—	—	—
Echinochloa crus-galli	15	37	20	62	40	0.3	—
Euphorbia virgata	27	7	—	—	—	0.3	—
Lactuca serriola	2	3	3	—	—	—	—
Lappula myosotis	13	6	—	—	—	—	—
Malva neglecta	22	17	—	5	—	—	—
Medicago lupulina	4	—	—	—	—	—	—
Setaria glauca	15	7	—	5	—	—	—
S. viridis	—	3	3	—	—	—	—
Sisymbrium loeselii	0.2	—	3	—	—	—	—
Stachys neglecta	54	15	—	—	—	—	—
Solanum nigrum	2	10	—	5	—	—	—
Herniaria polygama		—	25	—	—	—	—

Следует особо отметить группу сорняков пропашных культур — *Amaranthus retroflexus*, *Echinochloa crus-galli*, *Setaria glauca* и *S. viridis*, которые способны засорять посевы кукурузы (в обилии до 3 баллов) на севере подзоны смешанных лесов, на хорошо удобренных навозом участках. При высоких летних температурах на севере СССР (выше 25°) эти виды способны развиваться и на северных пределах земледелия. В 1972 г. они собраны нами в окрестностях г. Архангельска в посевах вико-овсяной травосмеси близ коровника и имели высоту 80—100 см (Шлякова, 1973).

К группе видов, менее требовательных к почвенным и температурным условиям, относятся *Convolvulus arvensis*, *Delphinium consolida*, *Euphorbia virgata*, которые мы собрали в посевах в подзоне средней тайги на юге Архангельской области, где они ведут себя как сегетальные растения; *Medicago lupulina* мы нашли на поле картофеля в Мурманской области.

Таким образом, группа степных и лесостепных сорных видов неоднородна по своим биологическим особенностям и, по-видимому, по генетическим связям. Эта группа заслуживает особого внимания, так как не исключено, что у таких видов возникают расы, менее требовательные к температурным условиям и почве, в особенности виды, способные расти среди пропашных культур.

ЛИТЕРАТУРА

Агротехнические рекомендации. (1969). Вятско-Волж. изд. — Конуров И. Г. (1940). Сорные растения и меры борьбы с ними в АССРНП. Элиста. — Краснов А. Н. (1884). Материалы для знакомства с флорой северной границы черноземного пространства. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 15, 2. — Кузьмин Н. Г. (1940). Сорные растения полей Мордовской АССР и меры борьбы с ними. — Ненюков Ф. С. (1912). О распространении некоторых сорных растений в Нижегородской губернии. Тр. бюро по прикл. бот., 5, 12. — Рекомендации по борьбе с овсюгом. (1972). — Станков С. С. (1926). Материалы для флоры Нижегородского Заволжья. — Тихонова З. Е. (1937). Сорные растения и меры борьбы с ними. — Тихонова З. Е. (1947). К вопросу о сорной растительности Горьковской области. Тр. Горьковск. пед. инст., 12. — Фатьянов А. С. (1948). Почвенно-климатические условия области. В кн.: Итоги научной работы Горьковской областной опытной станции полеводства за 10 лет (1936—1946). — Флора Мурманской области. (1956, 1966). Тт. 3, 5. — Шлякова Е. В. (1973). Распространение сорных растений на полях Архангельской области. Бот. ж., 58, 12. — Шубин В. Ф. (1937). Борьба с сорняками. Ж. Горьковск. обл., 8.

Ленинград. Получено 13 V 1975.

УДК 576.312.32/.38 : 511.1 : 582.89 (571.1/.5)

Т. С. Ростовцева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ РЯДА ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *APIACEAE* НА ЮГЕ СИБИРИ

T. S. ROSTOVTSEVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES FROM THE FAMILY *APIACEAE* IN SOUTH SIBERIA

Изучены гаплоидные числа хромосом 37 видов *Apiaceae*, что составляет около половины всех видов семейства зонтичных, произрастающих на юге Сибири. У видов *Bupleurum multinerve* (n=7, 8) *B. bicaule* (n=6, 11, 14—18), *B. pusillum* (n=6), *Carum buriaticum* (n=11), *Chaerophyllum prescottii* (n=12), *Libanotis condensata* (n=11), *Peucedanum falcaria* (n=11), *P. hystrix* (n=10), *P. salinum* (n=11), *Schultzia crinita* (n=11) и *Stenocoelium athamantoides* (n=10) числа хромосом изучены впервые.

Найдены хромосомные расы у *Bupleurum bicaule* (n=6, 11, 14—18), *B. multinerve* (n=7, 8), *Carum carvi* (n=10, 11) и *Peucedanum vaginatum* (n=9, 18). У *Aegopodium alpestre*, *Bupleurum scorzonerifolium* и *Pachypleurum alpinum* найдены новые числа хромосом (n=44, n=6, n=22).

Нами проведено изучение гаплоидных чисел хромосом 37 видов сем. *Apiaceae* юга Сибири, в том числе у 11 видов впервые.

Сбор материала проводился в природных условиях, фиксировались бутоны. Параллельно собирались гербарные образцы изучавшихся растений, которые хранятся в гербарии Центрального сибирского ботанического сада. Видовая принадлежность всех растений определена И. М. Красноборовым. Некоторые образцы собраны Е. В. Тюриной и И. М. Красноборовым. Автор выражает им глубокую благодарность за помощь в работе.

Фиксация бутонов проводилась в уксуснокислом спирте (96%-й спирт, ледяная уксусная кислота, 3 : 1) в течение 24 час., затем они дважды промывались и хранились в 70%-м спирте. Цитологический анализ материнских клеток пыльцы в диакинезе проводился на давленых препаратах, окрашенных ацетокармином.

Корешки подвергались предобработке насыщенным раствором парадихлорбензола, фиксировались в уксуснокислом спирте, промывались и хранились в 70%-м спирте. Использовались давленые препараты, окрашенные 2%-м ацетоорцеином. Числа хромосом подсчитывались у 10—15 растений каждого вида и на 8—10 клетках каждого растения.

Aegopodium alpestre.[1] Оказалось, что у этого вида из Алтая n=44 (см. таблицу). По имеющимся данным (Соколовская, 1960), число хромосом у растений с о. Сахалин было приблизительно $2n\approx54$. Таким образом, в условиях Горного Алтая этот вид показал еще большую степень плоидности, чем на о. Сахалин, n=44 (2n=88).

У *Aegopodium podagraria* числа хромосом определены рядом исследователей (Pólya, 1949; Häkansson, 1953; Gardé, Malheiros-Gardé, 1954; Кордюм, 1967 и др.). Они указывают для этого вида числа хромосом 2n=22, 42, 44. По нашим данным, у растений этого вида, собранных на Алтае и в Новосибирской области, n=22.

Aulacospermum anomalum, собранный в трех местообитаниях на Алтае, имел число хромосом n=9, что подтверждает недавнее сообщение о числе хромосом этого вида из Западного Саяна (Малахова, 1971).

У *Bupleurum multinerve* из многих местообитаний Алтая и Тувы впервые определено число хромосом n=7. Интересно, что в Курской области, где этот вид встречается в изолированном участке ареала, по нашим неопубликованным данным (Т. С. Ростовцева, Е. Н. Туркова), n=8.

Bupleurum bicaule. У этого вида, изученного цитологически впервые, обнаружено несколько хромосомных рас. Растения, собранные в Горном Алтае на отрогах Курайского хребта и на юго-восток от него, близ д. Кокорю, имели число хромосом n=6. Северо-западнее, у слияния рек Чуи и Катуни, обнаружена раса с числом хромосом n=11. В Хакасской автономной области и в Тувинской АССР выявлена раса с числом хромосом n=14—18. Близкий вид *B. pusillum*, собранный в Кошагачском районе Алтайского края, имел 2n=12.

---

[1] Названия растений приводятся по «Флоре СССР».

Возможно, что вид *B. bicaule* с n=6 возник на территории Курайского хребта или южнее в условиях большого дефицита осадков. Позднее он мог распространиться севернее, к месту слияния рек Чуи и Катуни, и образовать хромосомную расу с n=11, а затем проникнуть на территорию Хакасской автономной области и Тувинской АССР, где возникла раса с n=14—18.

Bupleurum triradiatum с Западного Саяна имеет число хромосом n=8, что подтверждает недавнее сообщение об этом виде с Восточного Саяна (Крогулевич, 1972).

По имеющимся данным Н. Н. Гурзенкова и П. Г. Горового (Хромосомные числа цветковых растений, 1969), у *Bupleurum scorzonerifolium* 2n=16, а у этого вида из Тувинской АССР и Хакасской автономной области n=6 и 2n=12.

Число хромосом у *Carum buriaticum* определено впервые, n=11. У *Carum carvi* из Алтайского края найдено, что n=11, а из Новосибирской области и Тувинской АССР n=10. Наличие хромосомных рас, обнаруженных ранее (Meldris, 1930; Wanscher, 1931; Тамамшян, 1933; Кордюм, 1967, и др.), подтверждается нашим исследованием.

Chaerophyllum prescottii. Число хромосом у этого вида определено впервые, n=12.

У *Heracleum barbatum*, *H. dissectum* и *Libanotis buchtormensis* числа хромосом изучены нами ранее (Ростовцева, 1974) и подтверждены на новом материале.

Libanotis condensata изучен цитологически впервые, n=11.

Pachypleurum alpinum из Горно-Алтайской автономной области имеет n=22 (2n=44). Ранее для этого вида из Евразиатской Арктики установлено, что 2n=54 (Соколовская, Стрелкова, 1960). Полиплоидный характер *P. alpinum* на Алтае и в Арктике, по-видимому, свидетельствует о том, что он возник на юге Сибири и распространился на север по мере отступления ледника.

У *Peucedanum falcaria*, *P. hystrix* и *P. salinum* числа хромосом определены впервые и составляют соответственно n=11, n=10 и n=11.

Peucedanum vaginatum. Число хромосом у этого вида из Хакасской автономной области определено нами ранее — n=18 (Ростовцева, 1970). Изучение растений *P. vaginatum* в Горно-Алтайской автономной области показало наличие двух хромосомных рас с n=18 и n=9. Таким образом, у растений, собранных нами в Хакасской автономной области и на Алтае (южные высокогорные районы), n=18, а севернее, в Онгудайском районе Алтайского края, n=9. Район сбора диплоидной хромосомной расы, возможно, является центром происхождения этого вида. Вид *P. vaginatum* мог возникнуть на этой территории и распространиться в районы высокогорья Алтая и в Хакасию в виде полиплоидной расы.

Pimpinella saxifraga был изучен несколькими исследователями, которые указывают числа хромосом 2n=18, 36, 40 (Pólya, 1949; Häkansson, 1953; Bell, Constance, 1960). По нашим данным, у растений этого вида из Алтайского края n=20.

У *Pleurospermum uralense*, собранного из трех местообитаний на Алтае, n=9, что подтверждает наши данные по Новосибирской области (Ростовцева,1974).

Виды *Schultzia crinita* и *Stenocoelium athamantoides* изучены впервые. Числа хромосом их соответственно составляют n=11 и n=10.

Таким образом, нами изучены числа хромосом 37 видов сем. зонтичных, в том числе 11 видов впервые. Из 37 видов только 7 оказались полиплоидами.

Найдены хромосомные расы у видов *Bupleurum bicaule*, *B. multinerve*, *Carum carvi* и *Peucedanum vaginatum*, собранных из разных местообитаний. Предполагается, что у *Bupleurum bicaule* меньшее число хромосом (n=6)

Числа хромосом исследованных видов семейства *Apiaceae* Lindl.

Вид	Числа хромосом по данным Т. С. Ростовцевой n	Место сбора	Числа хромосом по данным других авторов 2n	Фамилии авторов и годы публикации
Aegopodium alpestre Ledeb.	44	Горно-Алтайская автономная обл., Онгудайский р-н, окрестности с. Ороктой, лиственничный лес	54	Соколовская, 1960
A. podagraria L.	22	Горно-Алтайская авт. обл., Майминский р-н, распадок у д. Сузга, в лесу	22, 42, 44	Meldris, 1930; Pólya, 1949; Häkansson, 1953; Gardé, Malheiros-Gardé, 1954; Кордюм, 1967, и др.
	22	Новосибирская обл., окрестности Академгородка, смешанный лес		
Angelica silvestris L.	11	Горно-Алтайская авт. обл., кордон Чемальского лесничества, северный склон	22	Meldris, 1930, и др.
	11	Красноярский край, ст. Оленья Речка, у дороги		
Anthriscus silvestris (L.) Hoffm.	8	Новосибирская обл., окрестности Академгородка, смешанный лес	16	Ростовцева, 1974
Aulacospermum anomalum Ledeb.	9	Горно-Алтайская авт. обл., Онгудайский р-н, окрестности с. Ороктой, лиственничный лес	18	Малахова, 1971
	9	Горно-Алтайская авт. обл., у подножия Чикетаманского перевала		
	9	Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Чемал, берег р. Катуни		
Bupleurum aureum Fisch.	8	Горно-Алтайская авт. обл., кордон Чемальского лесничества, северный склон горы	16	Häkansson, 1953; Малахова, 1971
	8	Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Шебалино, нижняя часть юго-восточного склона		
	8	Горно-Алтайская авт. обл., Курайский хребет, окрестности с. Курай, южный склон, выс. 2500 м		
	8	Хакасская авт. обл., дорога от Абазы на Кызыл-Манжерок. 16-й км, склон		
B. multinerve DC.	7	Горно-Алтайская авт. обл., отроги Курайского хребта, Золотаревская будка		
	7	Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Курай, Курайский хребет, южный склон		
	7	Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Шебалино, юго-восточный склон		
	7	Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Онгудай, южный склон горы		
	7	Горно-Алтайская авт. обл., Шебалинский р-н, окрестности с. Чепош, склон		

Продолжение

Вид	Числа хромосом по данным Т. С. Ростовцевой n	Место сбора	Числа хромосом по данным других авторов 2n	Фамилии авторов и годы публикации
	7	Красноярский край, окрестности с. Иджим, склон у дороги		
	7	Тувинская АССР, Западный Саян, р. Алды-Соор, выс. 2000 м		
	7	Тувинская АССР, Тес-Хемский р-н, окрестности пос. Самагалтай, на опушке лиственничного леса		
	7	Тувинская АССР, Тандинский р-н, окрестности с. Балгазын, в бору		
	8	Курская обл., окрестности с. Ястребовки, степь		
B. bicaule Helm.	6	Горно-Алтайская авт. обл., Кош-Агачский р-н, окрестности с. Кокорю, в распадке		
	6	Горно-Алтайская авт. обл., отроги Курайского хребта, Золотаревская будка, каменистый склон		
	11	Горно-Алтайская авт. обл., место слияния рек Чуи и Катуни, каменистый склон		
	11	Горно-Алтайская авт. обл., берег р. Чуи, каменистый склон		
	14	Хакасская авт. обл., берег оз. Ит-Куль		
	14	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, окрестности с. Нарын		
	18	Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, окрестности с. Хайыракан		
B. scorzonerifolium Willd.	6	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окрестности г. Чадана, у горной речки	16	Гурзенков, Горовой (Хромосомные числа, 1969)
	6	Тувинская АССР, Тандинский р-н, окрестности с. Балгазын, в бору		
	2n=12	Хакасская авт. обл., в 80 км от г. Абакан к с. Шушенскому		
B. pusillum Kryl.	2n=12	Горно-Алтайская авт. обл., Кош-Агачский р-н, гора Сукор		
B. triradiatum Adam ex Hoffm.	8	Тувинская АССР, Западный Саян, истоки р. Алды-Ишкин, выс. 2050 м	16	Крогулевич, 1972
Carum buriaticum Turcz.	11	Горно-Алтайская авт. обл., Шебалинский р-н, окрестности с. Чемал, берег р. Катуни		
C. carvi L.	11	Горно-Алтайская авт. обл., Онгудайский р-н, окрестности с. Ороктой, лиственничный лес	20, 22	Meldris, 1930; Wanscher, 1931; Тамамшян, 1933; Кордюм, 1967, и др.
	10	Новосибирская обл., окрестности Академгородка, опушка леса		
	10	Хакасская авт. обл., окрестности пос. Таштып, обочина дороги		
Chaerophillum prescottii DC.	12	Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Онгудай, луг у р. Урсул		

Вид	Числа хромосом по данным Т. С. Ростовцевой n	Место сбора	Числа хромосом по данным других авторов 2n	Фамилии авторов и годы публикации
	12	Горно-Алтайская авт. обл., Шебалинский р-н, окрестности с. Чепош, склон		
Cicuta virosa L.	11	Алтайский край, Турочакский р-н, окрестности с. Озеро Куреево, болото	22	Meldris, 1930; Соколовская, 1960, и др.
	11	Тувинская АССР, Пий-Хемский р-н, окрестности г. Турана, заболоченный луг		
Conium maculatum L.	11	Алтайский край, Турочакский р-н, окрестности с. Озеро Куреево, у забора	22	Wanscher, 1931, и др.
Heracleum barbatum Ledeb.	11	Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Шебалино, на склоне горы	22	Ростовцева, 1974
H. dissectum Ledeb.	11	Хакасская авт. обл., бассейн р. Джой, берег р. Алыкол	22	» »
Libanotis buchtormensis (Fisch.) DC.	11	Тувинская АССР, Дзу-Хемчикский р-н, пос. Ишкин, распадок южного склона	22	» »
	11	Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Мёны, каменистая степь		
	11	Горно-Алтайская авт. обл., вершина Чикетаманского перевала		
L. condensata (L.) Crantz	11	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховья р. Нарын, выс. 2200 м		
L. intermedia Rupr.	11	Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Онгудай, на горе, в кустарнике	22	Ростовцева, 1974
	11	Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Чемал, берег р. Катуни		
	11	Хакасская авт. обл., с. Красная Сопка	22	» »
L. monstrosa (Willd.) DC.	11	Горно-Алтайская авт. обл., Курайский хребет, окрестности с. Курай, выс. 2100 м	22	» »
Ligusticum mongholicum (Turcz.) Kryl.	11	Тувинская АССР, Барун-Хемчикский р-н, долина ручья Алды-Ак-Ой правого притока р. Ак-Суг, выс. 1800 м	22	» »
Pachypleurum alpinum Ledeb.	22	Горно-Алтайская авт. обл., Семинский перевал, кедровый лес	54	Соколовская, Стрелкова, 1960
Peucedanum baicalense (Redow.) C. Koch	11	Хакасская авт. обл., окрестности с. Аскиз, на остепненном лугу	22	Ростовцева, 1970
	11	Горно-Алтайская авт. обл., вершина Чикетаманского перевала		» »
P. elegans Kom.	11	Владивосток, Ботанический сад Дальневосточного филиала АН СССР	22	» »
P. falcaria Turcz.	11	Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Кош-Агач, на берегу озера, засоленные места		
P. hystrix Bunge	10	Тувинская АССР, нагорье Сангилен, верховья р. Балыктыг-Хем, щебнистый южный склон, выс. 2100 м		
P. morissonii Bess.	33	Горно-Алтайская авт. обл., близ с. Черги, разнотравный остепненный луг	66	Пакали, 1968; Ростовцева, 1970

Продолжение

Вид	Числа хромосом по данным Т. С. Ростовцевой n	Место сбора	Числа хромосом по данным других авторов 2n	Фамилии авторов и годы публикации
	33	Алтайский край, Турочакский р-н, окрестности с. Озеро Куреево, склон у дороги		
	33	Алтайский край, Солтонский р-н, окрестности с. Ненинка, березовая колка на склоне к р. Неня		
P. songoricum Schischk.	33	Восточно-Казахстанская обл., на склонах Джунгарского Алатау (степные увалы)	66	Пакалн, 1968; Ростовцева, 1970
P. salinum Pall.	11	Горно-Алтайская авт. обл., Курайская степь, окрестности с. Курай, болото		
P. vaginatum Ledeb.	18	Хакасская авт. обл., окрестности с. Аскиз, остепненный луг	36	Ростовцева, 1970
	18	Хакасская авт. обл., берег оз. Ит-Куль		
	18	Горно-Алтайская авт. обл., окрестности с. Кош-Агач, гора Сукор, каменистый склон		
	9	Горно-Алтайская авт. обл., Онгудайский р-н, окрестности с. Ороктой, лиственничный лес		
Pimpinella saxifraga L.	20	Алтайский край, Солтонский р-н, окрестности с. Ненинка, берег р. Нени, луг	18, 36, 40	Pólya, 1949; Häkansson, 1953; Bell, Constance, 1960
Pleurospermum uralense Hoffm.	9	Горно-Алтайская авт. обл., Онгудайский р-н, окрестности с. Ороктой, лиственничный лес	18	Ростовцева, 1974
	9	Горно-Алтайская авт. обл., Семинский перевал, кедровый лес		
	9	Горно-Алтайская авт. обл., кордон Чемальского лесничества, урочище Куба		
	9	Новосибирская обл., окрестности Академгородка, в лесу		
Schultzia crinita (Pall.) Spreng.	11	Горно-Алтайская авт. обл., Курайский хребет, субальпийский луг		
Sphallerocarpus gracilis (Bess.) K.-Pol.	10	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, окрестности с. Нарын, залежь	20	Ростовцева, 1974
	10	Тувинская АССР, Тандинский р-н, окрестности с. Балгазын, сосновый бор		
Stenocoelium athamantoides (Bieb.) Ledeb.	10	Горно-Алтайская авт. обл., Кош-Агачский р-н, окрестности с. Чаганузун, гора Сукор, каменистый склон		

является первичным, а более широко распространенные на Алтае, в Хакасии и Туве хромосомные расы с n=11 и n=14—18 произошли от расы с n=6.

Хромосомная раса *Peucedanum vaginatum*, найденная в Центральном Алтае, имеющая n=9, могла возникнуть на этой территории и затем широко распространиться в другие районы Алтая и Хакасию, образовав полиплоидную расу с n=18.

У видов *Aegopodium alpestre*, *Bupleurum scorzonerifolium* и *Pachypleurum alpinum* найдены новые числа хромосом — n=44, n=6 и n=22.

ЛИТЕРАТУРА

Кордюм Е. Л. (1967). Цитоэмбриология семейства Зонтичных. — Крогулевич Р. Е. (1972). Влияние ботанико-географических факторов на полиплоидию. Научные чтения памяти М. Г. Попова, 12 и 13-е чтения : 12—24. — Малахова Л. А. (1971). Числа хромосом высокогорных растений Западного Саяна. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1 : 97—104. — Пакалн Д. А. (1968). Вопросы биологии нового лекарственного растения горичника Морисона. Автореф. канд. дисс. — Ростовцева Т. С. (1970). Числа хромосом некоторых видов рода *Peucedanum* L. ДАН СССР, 195, 1 : 201—202. — Ростовцева Т. С. (1974). Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae* Lindl. ДАН СССР, 214, 2 : 449—450. — Соколовская А. П. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры о. Сахалина). Вестн. ЛГУ, сер. биол., 4, 21 : 42—58. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразиатской Арктике. Бот. ж., 45, 3 : 370—381. — Тамамшян С. (1933). Материалы по кариосистематике культурных и диких видов сем. *Umbelliferae*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. II, 2 : 137—164. — Хромосомные числа цветковых растений (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Bell C. R., L. Constance. (1960). Chromosome numbers in *Umbelliferae*. II. Amer. J. Bot., 47, 1 : 24—32. — Gardé A., N. Malheiros-Gardé. (1954). Contribuicao para o estudo cariologico da familia *Umbelliferae*. III. Brotéria, 23, 1 : 5—35. — Håkansson A. (1953). Some chromosome numbers in *Umbelliferae*. Bot. Notiser, 3 : 301—307. — Meldris A. (1930). Chromosome numbers in *Umbelliferae*. Acta Horti Bot. Univ. Latviensis, 5, 1 : 1—8. — Póla L. (1949). Chromosome numbers of some Hungarian plants. Acta Geobot. Hungarica, 6, 2 : 124—137. — Wanscher J. H. (1931). Studies on the chromosome numbers of the *Umbelliferae*. Hereditas, 15, 2 : 179—184.

Центральный сибирский
ботанический сад,
Новосибирск.

Получено 24 II 1975.

УДК 576.356.5 : 631.572 : 582.796

Н. А. Власова

ЭНДОПОЛИПЛОИДИЯ ВОЛОКОНЕЦ ХЛОПЧАТНИКА

N. A. VLASOVA. ENDOPOLYPLOIDIE OF THE HAIRS OF COTTON

Ядра клеток эпидермиса семяпочки хлопчатника, дифференцирующихся в волоконца, переходят в эндомитотический цикл. В ранний период развития волоконец они находятся чаще в эндоинтерфазе, в возрасте 20—25 дней, кроме эндоинтерфазы, выявлены эндопрофаза, эндометафаза и эндоанафаза. Эндомитотическая активность ядер различна у разных сортов и видов хлопчатника, а также в разных участках поверхности одной семяпочки, чем собственно и определяется различная длина волоконец семени.

Гейтлером (Geitler, 1953) было установлено, а затем подтверждено другими исследователями, что эндомитотическая полиплоидизация клеток довольно часто происходит в эмбриональных и соматических тканях животных и растений. Она обычно связана с их дифференциацией (Прокофьева-Бельговская, 1960; Захарьева, 1962; Иоффе, 1971; Tschermak-Woess, 1971). У клеток эпидермиса может также возрастать плоидность. Например, Долхером (Dolcher, 1950) у *Vicia faba* и *Lens esculenta* были обнаружены в основном октоплоидные клетки эпидермиса. Однако последние, как правило, остаются диплоидными за исключением специализированных клеток-трихоцитов, из которых образуются волоски (Захарьева, 1962). Эндомитоз ядер наблюдали многие исследователи в волосках корешков, стебля, листа, различных органов цветка и плодов (см.: Tschermak-Woess, 1971). Что касается волоконец, т. е. волосков, развивающихся на семени хлопчатника, то в литературе имеется сообщение Хейбы (Heiba, 1949) о том, что их ядра у видов *Gossypium hirsutum* и *G. barbadense* тетраплоидные; увеличение их плоидности происходит в результате слияния двух ядер, находящихся в одном волоконце.

Материал и методика

Работа проводилась на трех видах хлопчатника: *G. herbaceum* L., форма турфанская гуза; *G. hirsutum* L., сорт 108-Ф; *G. barbadense* L., сорт 5476-И. Семяпочки формы турфанская гуза и сорта 5476-И фиксировали за сутки до цветения и в течение 10 суток после раскрытия цветка один раз в сутки, а семяпочки сорта 108-Ф — за сутки до цветения и в течение 8 суток после цветения каждые 3 часа. Продольные срезы семяпочек толщиной 15 мкм окрашивали в смеси Унна и применяли реакцию Фёльгена с подкраской светлым зеленым.

С 10- до 40-дневного возраста волоконца всех трех видов хлопчатника через каждые 5 дней отделяли от семени и окрашивали ацетокармином и ацетолакмоидом. Окуляр-микрометром измеряли больший и меньший диаметры ядра, в каждой пробе по 100 ядер. Объем ядер клеток эпидермиса, имеющих форму, близкую к шару или к вытянутому эллипсоиду, и объем ядер волоконец, имеющих форму вытянутого эллипсоида, вычисляли по формуле $V=4/3\pi abc$, где a, b, c — полуоси эллипсоида. В случае вытянутого эллипсоида вращения полуось $a=b$, тогда $V=4/3\pi a^2c$. В этой формуле a соответствует меньшему, c — большему радиусу ядра, приравненного по объему к вытянутому эллипсоиду.

Результаты исследований

Ядра клеток эпидермиса семяпочек перед началом нового деления увеличиваются в объеме, становятся менее плотными и принимают шаровидную форму, увеличивается также их ядрышко, которое интенсивно окрашивается пиронином (рис. 1, *а*). За несколько часов до цветения и в течение суток после раскрытия цветков такие ядра вступают в профазу, но не делятся, а продолжают увеличиваться в размерах (рис. 1, *б*), затем начинает увеличиваться и вся клетка. Эти клетки эпидермиса, утратившие митотическую активность и приступившие к дифференциации, представляют собой растущие волоконца (Власова, 1969, 1971). Во многих ядрах только что появившихся волоконец наблюдались два и чаще три ядрышка (рис. 1, *в*, *г*), но когда ядра волоконец увеличивались в объеме еще в 2 раза, они имели чаще одно, и реже два ядрышка, обычно одно, превосходящее другое по размеру (рис. 1, *д*, *е*). Об увеличении числа ядрышек в клетках волоконец хлопчатника сообщалось в работе Айяра и Айенгара (Ayyar, Ayyangar, 1933), где было отмечено, что ядра образовавшихся волоконец содержали по два-три ядрышка, которые затем сливались и образовывали одно.

Ядра появившихся волоконец интенсивно окрашивались метиловым зеленым и давали реакцию по Фёльгену (рис. 1, *в*, *г*). Приблизительно через 24—30 час. после раскрытия цветков ядра волоконец отдельных семяпочек, а иногда и отдельных волоконец одной семяпочки окрашивались различно. Ядра одних волоконец не окрашивались метилгрюном (по Унна) и давали отрицательную реакцию по Фёльгену (рис. 1, *д*, *з*), т. е. они имели структуру, характерную для интерфазных ядер. Ядра других волоконец окрашивались в смеси Унна и давали четкую реакцию по Фёльгену (рис. 1, *е*, *ж*), по степени структурированности они имели сходство с профазными ядрами. На 4—8-е сутки ядра волоконец продолжали увеличиваться в объеме, большинство из них не окрашивалось метиловым зеленым и давало отрицательную реакцию по Фёльгену (рис. 1, *и*).

Н. С. Беляева (1964) отмечала, что у *G. barbadense* ядра волоконец, достигших в длину 250—300 мкм, утрачивают способность окрашиваться по Унна и дают отрицательную реакцию по Фёльгену. В нашем опыте ядра некоторых волоконец в определенные часы фиксаций (например, 5 суток+3 часа; 6 суток+3 часа; 7 суток — 3 часа) давали слабую реакцию по Фёльгену, в них было видно множество хроматиновых телец, число которых к 8-м суткам постепенно увеличивалось, а размеры умень-

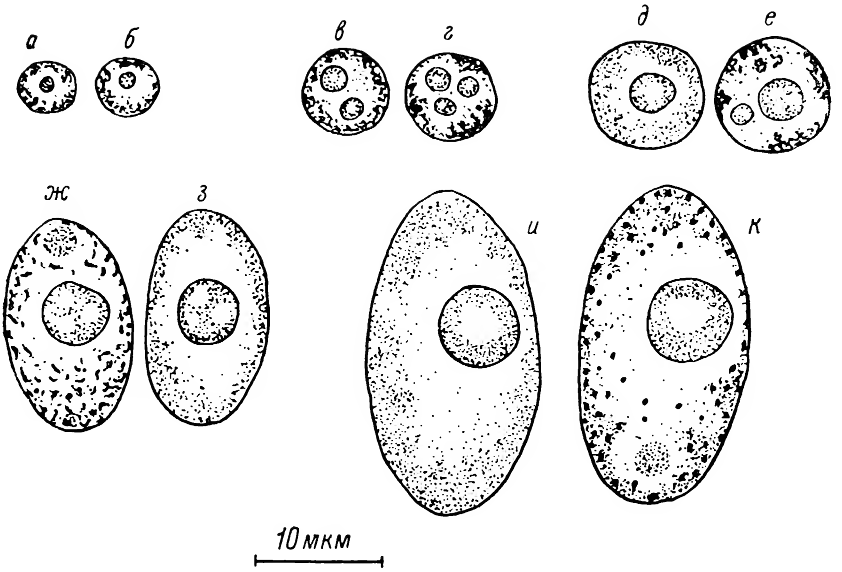


Рис. 1. Структура ядер волоконец *Gossypium* в процессе их развития до 8 суток, сорт 108-Ф.

а — ядро митотически активной клетки эпидермиса; *б* — вдвое увеличившееся ядро клетки эпидермиса, из которой образуется волоконце, за 24 часа до цветения; *в*, *г* — фёльгенположительные ядра образовавшихся волоконец с двумя и тремя ядрышками, за 9 час. до цветения; *д*, *з*, *и* — эндоинтерфазные ядра различной плоидности, соответственно через 1, 2 и 8 суток после цветения; *е*, *ж*, *к* — ядра в одной из фаз эндомитотического цикла, соответственно через 1,2 и 8 суток после цветения (7 × 90).

шались (рис. 1, *к*). Мы предположили, что в клетках эпидермиса, вступивших в фазу дифференциации, плоидность ядра увеличивается в результате эндомитоза, а ядра с многочисленными мелкими хроматиновыми тельцами, представляющие в различной степени спирализованные хромосомы, находятся в одной из фаз эндомитотического цикла. Ядра на рис. 1, *д*, *з*, *и* являются эндоинтерфазными; их хромосомы претерпевают сильную деспирализацию, и поэтому под микроскопом кариоплазма этих ядер кажется прозрачной, лишенной какой-либо структуры.

Исследования были продолжены нами на более поздних стадиях развития волоконец — в 10—25-дневном возрасте, когда ядра достигают максимальных размеров. Для этого временные препараты волоконец, отделенных от семени, окрашивали ацетокармином и ацетолакмоидом. В результате были выявлены ядра почти на всех стадиях эндомитоза. Эндоинтерфазные ядра не отличаются по строению от ядер ранних фаз развития волоконец. Они сильно увеличиваются в объеме и, кроме того, не имеют ярко выраженной структурированности. В них содержится еще более увеличенное ядрышко, которое сохраняется на всем протяжении эндомитотического цикла и хорошо окрашивается пиронином и ацетокармином. В эндопрофазе ядра содержат либо слабо спирализованные хроматиновые нити (рис. 2, *а*), либо имеют более грубую структуру, образованную хроматиновыми нитями и глыбками, которые интенсивно окрашиваются ацетокармином (рис. 2, *б*). В период эндометафазы в кариоплазме ядер видны уплотненные и укороченные хромосомы, которые четко обособлены и находятся на некотором расстоянии друг от друга (рис. 2, *в*). Однако подсчитать их количество невозможно. В эндоанафазе происходит расхождение дочерних хромосом (рис. 2, *г*).

Следует отметить, что иногда очень трудно определить фазу, в которой находится данное ядро; это связано с асинхронностью изменений хромосом в пределах одного и того же ядра. Так, например, часть хромосом может находиться в эндоанафазе, часть — в эндотелофазе (рис. 2, *г*). А. А. Прокофьева-Бельговская (1960) также указывала на асинхронность деления хромосом в эндомитозе.

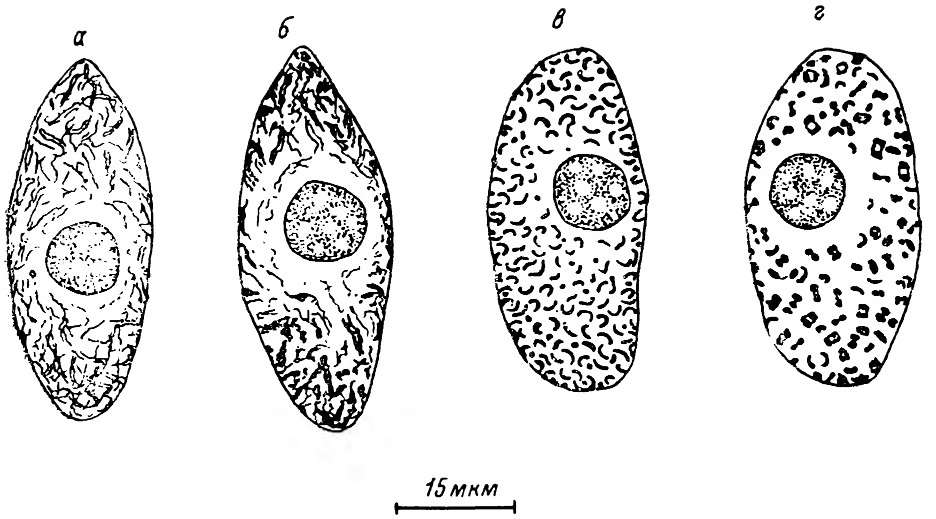


Рис. 2. Структура ядра волоконец 20—25-дневного возраста у *Gossypium*.

а, б — эндопрофазные ядра: *а* — спирализованные хроматиновые нити ядра (возраст 21 день, сорт 108-Ф); *б* — более спирализованные хроматиновые нити и глыбки ядра; *в* — эндометафаза; *г* — эндоанафаза (*б, в, г* — возраст 25 дней, сорт 5476-И).

В период с 25—30- до 40-дневного возраста волоконец объем ядрышка уменьшается и начинает уменьшаться объем ядра, кариоплазма приобретает более грубую структуру; в ней чаще всего наблюдаются хромосомы, спирализованные в различной степени. Прекращается ли в этот период увеличение плоидности ядра или нет — не ясно; этот вопрос требует дальнейшего исследования.

Так как оказалось невозможным подсчитать число хромосом в высокоэндополиплоидных ядрах, мы попытались определить степень их плоидности по изменению объема ядер. Увеличение объема ядер образующихся волоконец нами наблюдалось у хлопчатника ранее (Власова, 1971). Было установлено, например у сорта 108-Ф, что средний объем ядер митотически активных клеток эпидермиса равнялся 65 мкм^3, а ядер эпидермиса, образующих волоконца, — 150 мкм^3. Средний объем ядер у появившихся волоконец был равен 160 мкм^3. Если принять, что средний объем ядра (65 мкм^3) митотически активной клетки эпидермиса соответствует плоидности 2 n, то из этого следует, что волоконца образуются из клеток с тетраплоидными ядрами эпидермиса, имеющими объем 150 мкм^3; следовательно, ядра появившихся волоконец также тетраплоидны, так как их средний объем 160 мкм^3 соответствует 4 n. В процессе развития волоконец объем ядер их увеличивается в течение 20 дней после раскрытия цветка.

В таблице приведены данные о средних изменениях логарифмов объема ядер эпидермиса и волоконец, предполагаемой плоидности ядер и теоретически соответствующий ей логарифм объема ядер.

Если принять, что средний объем ядер эпидермиса митотически активных клеток соответствует 2 n, то можно составить теоретический ряд изменчивости объема ядер и, следовательно, их плоидности. Этот ряд представляет собой арифметическую прогрессию, разность которой постоянна и равна $\lg 2 = 0.301$. Однако полученные нами объемы ядер развивающихся волоконец не образуют строгого ряда арифметической прогрессии, даже если учитывается ошибка опыта. Это объясняется тем, что в каждую пробу входят ядра различной плоидности, ибо волоконца в каждой части семяпочки появляются не одновременно, а в течение нескольких часов. Поэтому на вторые сутки после раскрытия цветка (через 57 час. после появления первых волоконец, так как они появились за 9 час. до раскрытия цветка) средний объем ядер равнялся 2.690, он был немного ниже объема ядер теоретически предполагаемой плоидности, соответствующей 16 n. При разбивке объемов ядер на классы образовалось 3 класса

Изменение логарифмов среднего объема ядер волоконец в процессе их развития
у *Gossypium hirsutum*, сорт 108-Ф

Сроки взятия проб	Объем ядра, в lg мкм^3 $M \pm m$	Плоидность ядра и теоретический объем ядер, в lg мкм^3
За 9 час. до раскрытия цветков:		
митотически активные ядра эпидермиса	1.813±0.017	2 n — 1.813
ядра эпидермиса, образующие волоконца	2.176±0.019	4 n — 2.114
ядра появившихся волоконец	2.204±0.014	4 n — 2.114
Через 48 час. после раскрытия цветков:		
средний объем ядер волоконец	2.690±0.021	16 n — 2.716
классы ядер	2.390	8 n — 2.415
	2.602	16 n — 2.716
	2.929	32 n — 3.017
Через 5 суток после раскрытия цветков	2.863±0.019	16 n — 2.716
Через 10 суток » » »	3.353±0.020	64 n — 3.318
Через 15 суток » » »	3.624±0.022	128 n — 3.619

со средним объемом ядер каждого класса 2.390, 2.602 и 2.929, которые приближенно соответствовали плоидности 8, 16 и 32 n (см. таблицу). Необходимо, кроме того, учесть, что в каждую пробу входит неодинаковый процент ядер различной плоидности, поэтому полученный средний объем ядер каждой пробы отклоняется от объема ядер теоретически предполагаемой плоидности. Тем не менее по изменению среднего объема ядер при сравнении его с объемом ядер теоретически предполагаемой плоидности можно судить о плоидности ядер в определенный период развития волоконец.

Как видно из данных таблицы, у сорта 108-Ф к 15-м суткам плоидность волоконец достигает 128 n. Проведенный анализ увеличения объема ядер волоконец и соответствующей ему плоидности показал, что у формы турфанская гуза ядра к 20-м суткам достигают максимальной плоидности, равной 256 n (1.579=2 n; 3.715=256 n); у сорта 5476-И к 15-м суткам плоидность ядер возрастает до 128 n (1.903=2 n, 3.833=128 n). Так как последняя величина превышает величину объема ядер, теоретически соответствующую плоидности 128 n=3.709, то, очевидно, здесь появляется класс с более высокой плоидностью, т. е. 256 n.

Обсуждение результатов исследований

Отдельные клетки эпидермиса семяпочки хлопчатника перед цветением утрачивают митотическую активность, приступают к дифференциации и образуют волоконца на поверхности семени (Власова, 1969, 1971). На основании наблюдающихся морфологических изменений строения ядер эпидермиса и увеличения числа ядрышек в них можно предположить, что у клеток, дифференцирующихся в волоконца, выпадает процесс цитокинеза, а их ядра увеличивают плоидность путем эндомитоза. У разных видов, форм и сортов хлопчатника интенсивный рост ядра и клетки, превращающейся в волоконце, продолжается до 15—25 дней. В результате образуются гигантские клетки, достигающие объема 7 млн мкм^3, а ядра их также имеют колоссальные размеры — до 7 тыс. мкм^3. На ранних фазах развития волоконец, с момента их формирования и до 7—8-дневного возраста, были выявлены ядра в основном только на стадии эндоинтерфазы и гораздо реже — на одной из стадий эндомитоза. В это время было очень трудно определить, на какой фазе деления находится то или иное ядро.

На более поздней фазе развития волоконец, с 10- до 25-дневного возраста, были выявлены ядра, находящиеся как в состоянии эндоинтерфазы, так и в эндопрофазе, эндометафазе и эндоанафазе; чаще встречались ядра в одной из фаз эндомитотического цикла. С 30- до 40-дневного возраста ядра в большинстве случаев содержали разрыхленные хромосомы.

Прокофьевой-Бельговской (1960) было показано, что в ядрах стареющих клеток паренхимы клубней картофеля *Solanum tuberosum* и в ядрах старых эндополиплоидных клеток стенки цист семенника *Stenobothrus* нуклеопротеидные нити хромосомы утрачивают способность к деспирализации и представляют собой нити, свойственные профазе, или метафатические тела. По всей видимости, этим же объясняется более грубая структурированность ядер волоконец в 30—40-дневном возрасте, хотя пока остается неясным, прекращается ли эндомитотическое деление вообще или протекает очень медленно.

В раннем периоде развития ядер, по Прокофьевой-Бельговской (1960), хроматин обладает очень слабой способностью к спирализации, поэтому ядра иногда дают отрицательную реакцию по Фёльгену, что относится и к ядрам волоконец в ранний период их развития, когда они находятся чаще всего в эндоинтерфазе.

Ядрышко очень быстро увеличивается в объеме (Власова, 1971) и достигает 500 мкм^3. Следует отметить, что все выявленные фазы эндомитоза в волоконцах хлопчатника протекают при сохранении ядрышка.

Об увеличении плоидности ядер волоконец хлопчатника писал Хейба (Heiba, 1949). Он наблюдал два ядра в одной клетке волоконца и считает, что у видов *G. hirsutum* и *G. barbadense* в результате слияния двух ядер происходит увеличение плоидности до 4 n. Однако, просмотрев очень большой материал, мы не отметили ни одного случая слияния двух ядер или даже наличия двух ядер в одной клетке волоконца у этих видов хлопчатника. По-видимому, у этого автора создалось впечатление о наличии двух ядер либо в тех случаях, когда на препарате волоконца налегают друг на друга и их ядра оказываются как бы расположенными рядом в одном волоконце, либо он, предполагая тетраплоидность ядер, мог объяснить это только их слиянием.

Таким образом, морфологическое исследование структуры ядер до 25-дневного возраста волоконец позволило выявить у них эндомитоз и увеличение их плоидности, которая, по данным об изменении объемов ядер, достигает 128 n и более. На основании этого представляется возможным объяснить установленную нами ранее закономерность, заключающуюся в том, что в той зоне семяпочки, где выше митотическая активность клеток эпидермиса, интенсивнее и рост волоконец (Власова, 1969, 1973). В этой зоне (в средней части и ближе к халазе семяпочки) в ядрах волоконец интенсивнее протекает и эндомитоз, способствующий росту всей клетки. Этим объясняется и более медленный рост волоконец в микропилярной части семяпочки, так как увеличение количества цитоплазмы клетки (т. е. ее рост) происходит соответственно, хотя и не всегда пропорционально, увеличению плоидности ядра. Этим же объясняется и медленный рост волоконец подпушка; их ядра, судя по минимальному (25 мкм^3=2 n) и максимальному объему (200 мкм^3), достигают невысокой плоидности — 16 n.

Некоторые дикие виды хлопчатника имеют очень короткие волоконца (0.5—4 мм), а у других видов длина их достигает 10—15 мм. Эндомитотическая полиплоидия у них выражена очень слабо: так, судя по объему ядер отдельных видов, они увеличивают свою плоидность от 4—8 и до 16—32 n. Высокую эндополиплоидность имеют волоски других видов растений. Например, плоидность волосков стебля и листьев растений некоторых представителей сем. *Caryophyllaceae* (на основании данных об изменении их объема) достигает 64 n, а некоторых представителей сем. *Cucurbitaceae* — 128 n (Tschermak-Woess, Hasitschka, 1954).

Исследуя голосеменную безволокнистую форму хлопчатника А-720 (Власова, 1974), мы установили, что вариационные кривые объема ядер эпидермиса в халазе, средней и микропилярной частях семяпочки как за сутки до раскрытия цветков, так и в течение 4 суток после их раскрытия не содержали класса ядер с повышенной плоидностью, которые свойственны клеткам, вырастающим в волоконца. Полученные данные говорят о том, что у голосеменной безволокнистой формы А-720 клетки не способны к переходу в эндомитотический цикл деления; дифференциация клеток эпидермиса начинается у них с уменьшения объема ядер и резкого увеличения цитоядерного отношения, характерного для процессов дифференциации клеток семенной кожуры, не образующих волоконец. Следовательно, эндомитотическая активность ядер в связи с переходом клеток к дифференциации проявляется различно в зависимости от вида и сорта хлопчатника, а в отдельных случаях клетки эпидермиса вообще утратили способность к переходу в эндомитотический цикл.

Выводы

1. На основании изучения морфологического строения ядер и увеличения их объемов установлено, что отдельные клетки эпидермиса семяпочки в связи с их дифференциацией переходят в эндомитотический цикл; сильно разрастаясь, эти клетки образуют волоконца на поверхности семяпочки.

2. Эндомитоз ядер волоконец хлопчатника протекает по классическому типу, с хорошо выраженными эндопрофазой, эндометафазой и эндоанафазой.

3. Эндомитотическая активность ядер волоконец неодинакова на поверхности всей семяпочки, она снижается от средней к микропилярной части, чем обусловлено и соответствующее снижение длины волоконец в этом направлении.

4. Низкую эндополиплоидность имеют ядра волоконец подпушка длинноволокнистых форм хлопчатника, а также ядра волоконец волокна коротковолокнистых форм; у некоторых форм хлопчатника клетки эпидермиса вообще утрачивают способность переходить в эндомитотический цикл, что характерно, в частности, для формы А-720.

ЛИТЕРАТУРА

Беляева Н. С. (1964). Процесс оплодотворения у хлопчатника. Автореф. канд. дисс. — Власова Н. А. (1969). Дифференциация клеток семяпочки хлопчатника. В кн.: Генетика хлопчатника. — Власова Н. А. (1971). Взаимодействие ядра и цитоплазмы в онтогенезе клеток эпидермиса и волоконец семяпочки хлопчатника. Онтогенез, 2, 1. — Власова Н. А. (1973). Изменение цитоядерного отношения клеток эпидермиса и волоконец в связи с их дифференциацией на микропилярной части семяпочки хлопчатника. Цитология, 15, 3. — Власова Н. А. (1974). Изменение цитоядерного отношения клеток эпидермиса семяпочки хлопчатника формы А-720 в связи с их дифференциацией. Депонир. регистр. номер 265-74 от 7 II-74. Реф. в ж. «Цитология и генетика», 8, 2. — Захарьева О. И. (1962). Полиплоидия в онтогенезе растений. В кн.: Полиплоидия у растений. — Иоффе М. Д. (1971). Полиплоидия в эндосперме цветковых растений. В кн.: Проблемы эмбриологии. — Константинов Н. Н. (1967). Морфо-физиологические основы онтогенеза и филогенеза хлопчатника. — Прокофьева-Бельговская А. А. (1960). Цикл ядра и дифференциация соматических клеток. В кн.: Вопросы цитологии и общей физиологии. — Ayyar V. R., G. S. Ayyangar. (1933). Differentiation of hairs on the seed coat cotton. Empire Cotton Grow. Rev., 10, 1. — Dolcher T. (1950). Sulla constituzione cariologica dei tessuti differentiation delle Leguminose. Caryologia, 3. — Geitler L. (1953). Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. Protoplasmatologia, 6. — Heiba A. S. (1949). Nuclear changes in the hair primordial cells of *G. hirsutum*. Egypt. Cotton Gaz., 8, sept. — Tschermak-Woess E. (1971). Endomitose. In: Handbuch der Allgemeinen Pathologie. — Tschermak-Woess E., G. Hasitschka. (1954). Über die endomitotische Polyploidisierung im Zuge der Differenzierung von Trichomen und Trichozyten bei Angiospermen. Öster. Bot. Zeitschr., 101, 1/2.

Институт
экспериментальной биологии растений
АН УзССР,
Ташкент.

Получено 7 XII 1972.

УДК 581.11 (517.3)

В. М. Свешникова, Н. И. Бобровская, Ш. Цэнд

ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ В ЮЖНОЙ ЧАСТИ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ[1]

V. M. SVESHNIKOVA, N. I. BOBROVSKAYA, SH. TSEND.
HYDROREGIME OF PLANTS IN SOUTHERN PART OF MONGOLIA

У наиболее широко распространенных растений пустынно-степных сообществ Северной Гоби изучались содержание воды в листьях, интенсивность транспирации, водный дефицит и сосущая сила. Приводятся данные за два контрастных по условиям увлажнения года. Оказалось, что настоящие степные виды обладают большой лабильностью водного баланса. Пустынные виды имеют, как правило, более стабильный водный режим.

Изучение водного режима видов-доминантов является одним из направлений в комплексе работ по изучению биоценозов южной части Монгольской Народной Республики. Подобные исследования необходимы при выяснении адаптации и основных процессов жизнедеятельности растений. Без знания реакций растений на условия существования невозможна разработка научных основ рационального использования пастбищных территорий. Получение таких данных возможно лишь в стационарных условиях. Поэтому на одном из стационаров (рис. 1), организованных в 1970 г. в гобийской пустынно-степной части МНР (предгорная равнина к СЗ от хребта Гурван-Сайхан, 1300 м над ур. м.), в широкие комплексные работы были включены исследования водного режима растений, этой определяющей функции их жизнедеятельности в условиях аридного климата.

Объектами изучения служили господствующие виды степных полынно-змеевково-ковыльковых (Stipa gobica+Cleistogenes songorica+Artemisia frigida — Caragana leucophloea) и луково-змеевково-ковыльковых (Stipa gobica+Allium polyrrhizum+Artemisia frigida) сообществ, расположенных на плакорах. Кроме того, исследования проводились в саксаульниках и пустынных брахантемово-реомюриевых (Reaumuria songarica+Brachanthemum gobicum — Zygophyllum xanthoxylon) сообществах в депрессии Гобийского плато.

Метеорологические условия 1970 и 1971 гг. позволили провести исследования водного режима растений в контрастных условиях. Следует отметить, что контрастность погодных условий в разные годы — явление, весьма типичное для пустыни Гоби.

Прежде чем перейти к изложению полученных результатов, необходимо рассмотреть особенности и закономерности распределения осадков в условиях Южно-Гобийского аймака. И. А. Береснева (неопубликованные данные) рассчитала вероятность выпадения того или иного количества осадков исходя из многолетних данных метеостанции Далан-Дзадгад (рис. 2), которая находится в 100 км от стационара, где проводились наши исследования. Оказалось, что из 20 лет в этой части Гоби лишь в один год влагообеспеченность может быть высокой. Наиболее же типичная картина, когда в течение 9 лет из 10 выпадает ничтожно малое количество осадков: в июне — 3 мм, в июле — 8 мм, в августе — 5 мм и т. д. В целом же в этой части Гоби выпадение осадков возможно с апреля по август; с сентября по май их практически не бывает.

В летние месяцы 1970 и 1971 гг., когда проводились наши исследования, были зарегистрированы следующие суммы осадков: в 1970 г. с апреля до августа их выпало всего 18 мм, в 1971 г. — 62 мм. Дефицит влажности воздуха не падал ниже 20 мб, довольно часто он поднимался до 30 мб, а во время суховеев, которые здесь часты, достигал 50 мб. Относительная влажность воздуха ночью обычно не достигала 40%, а с 11 до 17 час.

---

[1] Из работ совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

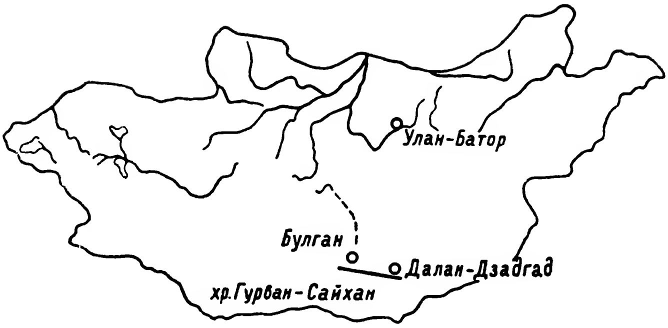


Рис. 1. Картосхема Монгольской Народной Республики. Исследования Советско-Монгольской экспедиции проводились на стационаре Булган.

нередко опускалась до 10—12%. Из-за низкой влажности воздуха и почвы, а также высокой скорости ветра образование росы здесь затруднено.

По данным морфологического анализа, выполненного И. В. Борисовой, З. Г. Беспаловой и Т. А. Поповой, погодные условия 1970 г. обусловили угнетение развития растений. Так, из 19 вегетирующих видов на степном участке в 1970 г. цвел лишь 1 вид. В течение первого месяца наблюдений (май) рост растений был сильно заторможен, в августе листья стали подсыхать, хотя после первых более или менее значительных осадков (конец августа) наблюдалось некоторое оживление роста. Подсыхание листьев в этот период все же продолжалось. Из 17 видов на пустынном участке вегетировало лишь 10. Цветение было незначительным.

Биологическая продуктивность, а именно прирост зеленой массы, в 1970 г. составляла в степном сообществе 67.8 кг/га, а в 1971 г. — 178.6 кг/га. Следовательно, надземная биомасса в 1971 г. возросла более чем в 2.5 раза по сравнению с предыдущим годом. В это же время прирост зеленой массы увеличился приблизительно вдвое (по неопубликованным данным Т. К. Гордеевой и Т. И. Казанцевой).

Первые исследования водного режима растений Северной Гоби показали его чрезвычайно высокую напряженность в 1970 г. (Свешникова

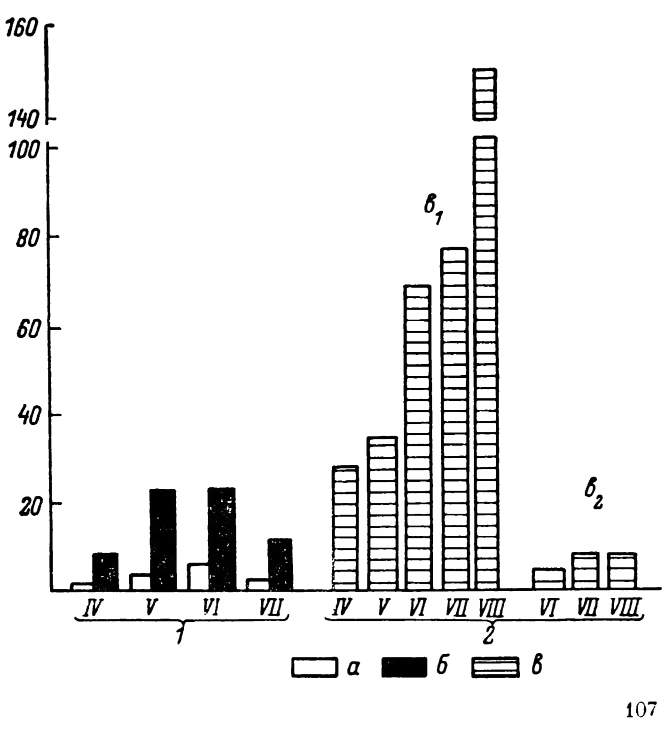


Рис. 2. Распределение по месяцам осадков в Южно-Гобийском аймаке Монгольской Народной Республики.

а — 1970 г., б — 1971 г., в — прогнозируемое количество осадков: $в_1$ — 1 раз в 20 лет, $в_2$ — 9 раз в 20 лет; 1 — метеостанция Булган-Сайхан, 2 — метеостанция Далан-Дзадгад.

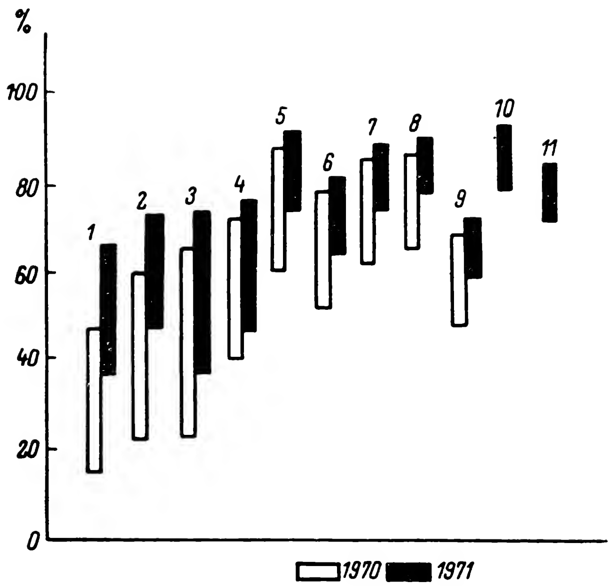


Рис. 3. Колебания содержания воды в листьях (в % от сырого веса) в засушливый 1970 г. и влажный 1971 г.

1 — *Stipa gobica*, 2 — *Artemisia frigida*, 3 — *Cleistogenes songorica*, 4 — *Reaumuria songarica*, 5 — *Nitraria sibirica*; 6 — *Salsola passerina*, 7 — *Haloxylon ammodendron*, 8 — *Zygophyllum xanthoxylon*, 9 — *Brachanthemum gobicum*, 10 — *Allium mongolicum*, 11 — *A. polyrrhizum*.

и др., 1971). Действительно, по целому ряду показателей гобийские растения превосходят бо́льшую часть видов других пустынь земного шара. В настоящем сообщении представлены данные об изменениях основных показателей водного режима в крайне засушливый 1970-й и относительно влажный 1971-й год.

Определения содержания воды в листьях гравиметрическим методом показали (рис. 3), что в более влажный 1971 г. у степных растений, например у *Stipa gobica* и *Artemisia frigida*, запас воды по сравнению с предыдущим, более сухим, годом резко возрос. У наиболее типичных видов пустынных сообществ — *Haloxylon ammodendron*, *Zygophyllum xanthoxylon* и *Brachanthemum gobicum* — количество воды в листьях в сухой и достаточно влажный годы практически было одинаковым (рис. 3). Если в сухой год один из весьма широко распространенных пустынно-степных видов *Allium mongolicum* (мы его изучали в условиях степи) находился в состоянии летнего покоя, то в следующем году при достаточном количестве осадков он развивался нормально. Следует отметить, что по количеству воды в листьях он превосходит все остальные изученные нами растения как степных, так и пустынных сообществ.

Как известно, сезонные колебания содержания воды в листьях претерпевают изменения. В 1970 г. запас влаги в течение летнего периода сокращался у различных видов на 20—40%. В 1971 г. он снижался всего на 7—28%. Наиболее отчетливо выражена реакция на колебания погодных условий у степных растений. Это свидетельствует об их сильной отзывчивости на изменение количества осадков. У пустынных видов изменения водного баланса значительно меньше связаны с количеством осадков.

Сосущая сила листьев изучалась с помощью метода В. С. Шардакова (1953). По нашим наблюдениям 1970 г., у растений в южной части МНР она достигала огромных значений. Это становится особенно заметно при сопоставлении с данными, полученными в 1971 г. (рис. 4). У целого ряда видов величина сосущей силы в 1971 г. снизилась в 2—3 раза. Самая высокая сосущая сила в 1970 г. достигала 90—100 атм., в то время как в относительно влажный 1971 год она не превышала 50 атм. Так же, как и содержание воды, сосущая сила сильно изменяется в продолжение летнего периода. При относительно хорошем водоснабжении ее величина в этот период возрастает не более чем на 10—12 атм., а при недостаточном — на 25—35.

Степень обезвоживания листьев мы определили методом Чатского (Čatský, 1960). Видовые различия в размерах водного дефицита оказались значительными. По этому показателю можно выделить две группы видов. К первой группе относятся растения с довольно высоким водным дефицитом в летний период. Это доминирующие степные виды — *Stipa gobica*, *Cleistogenes songorica*, *Artemisia frigida* и такие пустынные виды, как *Salsola passerina* и *Brachanthemum gobicum*. Их водный дефицит достигает 35—40%, а наиболее часто встречаемое содержание воды — 30—65%. Вторая группа — виды с относительно низким водным дефицитом (не более 20%). Это — *Zygophyllum xanthoxylon*, *Nitraria sibirica*, *Allium mongolicum*, *A. polyrrhizum*, самый маленький дефицит имеет *Haloxylon ammodendron*. Для этой группы характерно достаточно высокое содержание воды — 70—85%. По-видимому, это связано как с анатомической структурой их листьев (есть виды с водозапасающими тканями), так и с обитанием на песках, где водоснабжение лучше, чем на глинистых загипсованных почвах.

Обращаясь к наиболее изменчивому показателю водного режима растений — интенсивности транспирации,[1] мы снова сталкиваемся с ее резкими колебаниями в сравниваемые годы. Так, в засушливый 1970 год максимальные значения интенсивности транспирации у исследованных видов достигали 1140 мг/г в час, в более влажный 1971 год — не превышали 920 мг/г в час. У многих видов максимальные величины транспирации в 1971 г. снизились в среднем в 2 раза (см. таблицу) по сравнению с засушливым 1970 годом. Следует отметить, что сезонные колебания интенсивности транспирации у гобийских растений велики. Наиболее заметные колебания были обнаружены у *Stipa gobica* и *Reaumuria songarica*, наименьшими они оказались у *Haloxylon ammodendron*. Промежуточное положение заняли *Salsola passerina*, *Brachanthemum gobicum*, *Zygophyllum xanthoxylon* и *Artemisia frigida*. Место каждого вида в ряду видов, расположенных по интенсивности транспирации, оказалось неизменным даже в контрастные по погодным условиям годы, хотя и интенсивность транспирации, и диапазон ее колебаний менялись. В 1971 г. величина интенсивности транспирации и пределы ее колебаний были небольшими.

Интенсивность транспирации мы сравнили с величиной испарения со свободной поверхности. Последняя определялась путем экспонирования

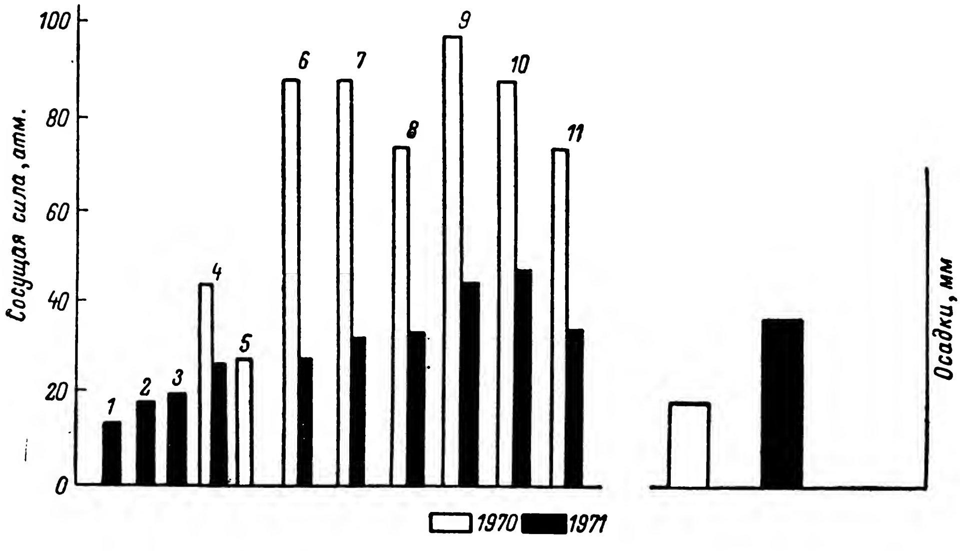


Рис. 4. Колебания сосущей силы листьев в засушливый 1970 г. и влажный 1971 г.

1 — Allium mongolicum, 2 — A. polyrrhizum, 3 — Cleistogenes songorica, 4 — Stipa gobica, 5 — Artemisia frigida, 6 — Reaumuria songarica, 7 — Zygophyllum xanthoxylon, 8 — Salsola passerina, 9 — Brachanthemum gobicum, 10 — Haloxylon ammodendron, 11 — Nitraria sibirica.

---

[2] Интенсивность транспирации определялась методом быстрого взвешивания с трехминутной экспозицией срезанных листьев.

Величины интенсивности транспирации днем
(мг/г сырого веса в час)

Вид	Максимальные		Средние	
	1970 г.	1971 г.	1970 г.	1971 г.
Zygophyllum xanthoxylon	310—640	140—320	150—260	110—180
Brachanthemum gobicum	290—680	180—380	180—490	150—300
Salsola passerina	250—760	150—370	140—440	120—230
Nitraria sibirica	450—960	330—500	260—510	130—460
Stipa gobica	560—1140	160—740	380—800	70—400
Artemisia frigida	390—570	240—680	240—410	—
Haloxylon ammodendron	340—430	260—420	240—340	110—270
Cleistogenes songorica	—	320—920	—	250—880
Allium mongolicum	—	340—740	—	280—530
A. polyrrhizum	—	360—620	—	160—420
Reaumuria songarica	470—1050	210—450	330—1050	190—250

влажной фильтровальной бумаги одной и той же площади (1 см^2) и веса. Как уже сообщалось ранее (Свешникова и др., 1971), в очень сухой 1970 год в степных сообществах наибольшее испарение со свободной поверхности достигало 13 000 мг/г в час, а в пустынных — 23 000 мг/г в час; даже для аридных территорий это чрезвычайно высокие величины. В 1971 г. максимальные величины испарения со свободной поверхности составили 8000 мг/г в час в степных сообществах и 12 200 мг/г в час в пустынных. Это в среднем в 1.5—2 раза меньше, чем в засушливый год. Физическое испарение превышало интенсивность транспирации в засушливый год у некоторых пустынных растений в 40 раз, в более влажный год — в 25 раз.

Заключение

В настоящем сообщении основной акцент сделан на характеристике колебаний некоторых показателей водного режима растений в южной части МНР, которые нам удалось проследить в контрастные по погодным условиям годы.

В результате сопоставления данных выявилась значительная подвижность водного баланса растений у большей части видов. Размах колебаний всех показателей водного режима в условиях засухи 1970 года оказался значительнее, чем в относительно влажный год. Так, запас воды в листьях степных (за исключением видов *Allium*) и пустынных растений оказался различным. Для первых характерны невысокое содержание воды, резкие колебания ее запаса; у вторых содержание воды выше, а колебания менее значительны. В исключительно сухие годы у степных видов колебания водного запаса примерно в 2 раза выше, чем в относительно влажные.

Для пустынно-степных растений характерен большой диапазон изменений водного дефицита. С увеличением количества осадков средние значения этого показателя заметно уменьшаются.

Размах колебаний интенсивности транспирации у степных видов оказался выше, чем у пустынных. Сопоставление данных за два контрастных по климатическим условиям года показало, что интенсивность транспирации сильно уменьшается при увеличении количества осадков.

Высокие значения сосущей силы в сухом 1970 году свидетельствуют об очень напряженном водном балансе гобийских растений. В более влажный год сосущая сила может уменьшаться вдвое.

Детальный биоморфологический анализ доминирующих видов, проведенный И. В. Борисовой, З. Г. Беспаловой и Т. А. Поповой (неопубликованные данные), привел к заключению, что в суровых климатических условиях пустыни Гоби обитающие в ней растения могут выживать лишь благодаря крайней лабильности их сезонного развития. Наши наблюдения за водным режимом растений Южной Гоби подтверждают поразительную лабильность основных жизненных процессов, определяющую их жизнестойкость.

ЛИТЕРАТУРА

Свешникова В. М., Н. И. Бобровская, Б. Чойжамц. (1971). Первые сведения о водном режиме растений южной части Монгольской Народной Республики. Бот. ж., 56, 12. — Шардаков В. С. (1953). Водный режим хлопчатника и определение оптимальных сроков полива. — Čatský J. (1960). Determination of water deficit in disks cut of foliage leaves. Bot. Gaz., 53.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 VII 1972.

УДК 51 : 58.08 : 581.524.44

А. О. Тарасов, Е. И. Воробьева

О МЕЖВИДОВОЙ СОПРЯЖЕННОСТИ ВИДОВ В СИЗОТИПЧАКОВО-ОСОЧКОВОМ (FESTUCA VALESIACA+CAREX SUPINA) МОЗАИЧНОМ ФИТОЦЕНОЗЕ

A. O. TARASOV, E. I. VOROBYOVA. ON THE INTERSPECIFIC CONCOMITATION OF SPECIES IN MOZAIC COMMUNITY OF FESTUCA VALESIACA+CAREX SUPINA

Сопряженность между *Festuca valesiaca* и *Carex supina* в сизотипчаково-осочковом мозаичном фитоценозе отрицательная. Ксерофитные злаки (*Koeleria cristata*) имеют положительную сопряженность с *F. valesiaca* и отрицательную с *C. supina*, а эфемероиды (*Poa bulbosa*, *Gagea pusilla*), наоборот, отрицательно сопряжены с *F. valesiaca* и положительно с *C. supina*.

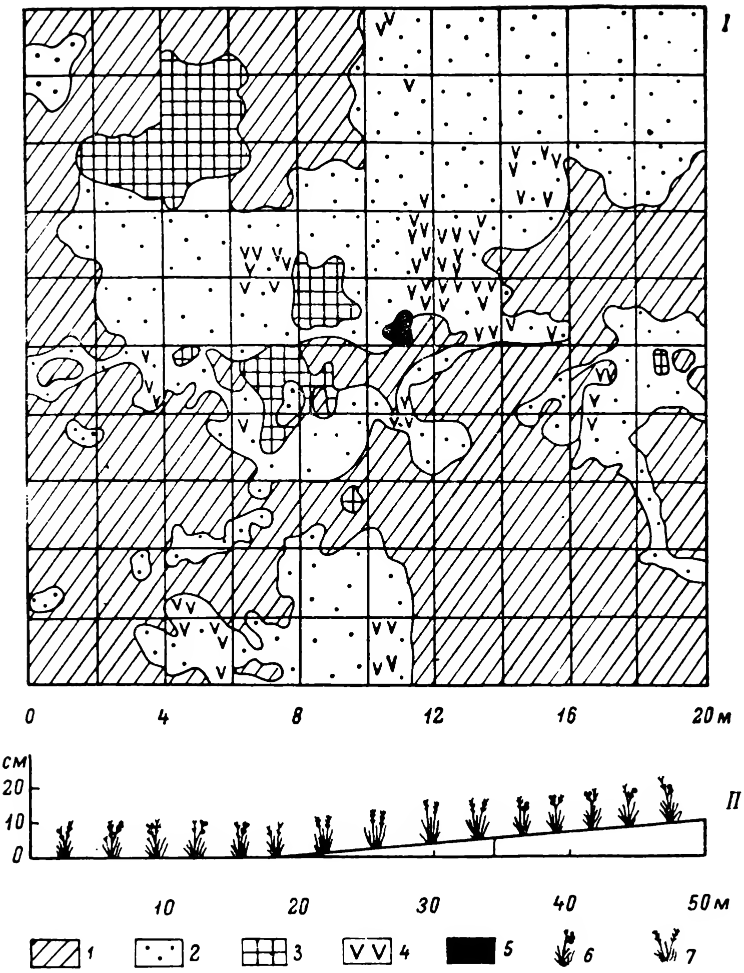
Изучалась межвидовая сопряженность *Festuca valesiaca*[1] и *Carex supina* и этих же видов с субдоминантами в сизотипчаково-осочковом (Festuca valesiaca — Carex supina) мозаичном фитоценозе в окрестностях г. Саратова. На площади фитоценоза через каждые 5 м на параллельных трансектах было заложено 200 площадок по 0.10 $м^2$. На площадках определялись встречаемость и проективное покрытие каждого вида.

Растительный покров фитоценоза пятнистый: микрогруппировки *Festuca valesiaca* чередуются с микрогруппировками *Carex supina*, причем некоторые из них имеют заметную примесь другого доминантного вида (см. рисунок, *I*). На плане оказались также пятна *Koeleria cristata* и *Potentilla bifurca*. Последние встречаются в фитоценозе редко и занимают ничтожную площадь. Методом линейной таксации установлено, что на долю микрогруппировок *Carex supina* приходится 35% всей площади фитоценоза, на группировки *Festuca valesiaca* — 35% и на смешанные группировки — 30%.

Микрорельеф на участке фитоценоза не развит. Хотя и имеются слабо выраженные понижения и повышения, но микрогруппировки, составляющие фитоценоз, как видно на профиле (рисунок, *II*), не имеют определенной приуроченности к рельефу. Почва — супесчаный бесструктурный чернозем; почвенный профиль слабо развит. В подпочве много щебенки опоки и песчаника. Гумусовый горизонт почвы в осочковой микрогруппировке равен 18 см, в сизотипчаковой — 14 см.

---

[1] Названия видов растений приведены по П. Ф. Маевскому (1964) с изменениями по «Флоре СССР».



Мозаичность в фитоценозе Festuca valesiaca—Carex supina.

I — план фитоценоза, II — профиль через фитоценоз; 1, 7 — *Festuca valesiaca*; 2, 6 — *Carex supina*; 3 — *Potentilla bifurca*; 4 — отдельные дерновинки *Festuca valesiaca*; 5 — *Koeleria cristata*.

Видовой состав фитоценоза представлен в табл. 1.

Данные, полученные на учетных площадках, были проанализированы методами вариационной статистики (Василевич, 1969; Миркин, 1970; Рокицкий, 1973). Сопряженность между *Festuca valesiaca* и *Carex supina* отрицательная. Коэффициент Коула равен 0.56. Кроме того, был вычислен коэффициент Коула для наиболее распространенных видов с *F. valesiaca* и *C. supina* (табл. 2). *Koeleria cristata* предпочитает участки с *F. valesiaca* и избегает участков с *C. supina*, а *Gagea pusilla*, наоборот, чаще встречается на участках с *C. supina*. У *Poa bulbosa* ярко выраженная отрицательная сопряженность с *F. valesiaca* и положительная, хотя и небольшая, с *C. supina*. Распределение *Artemisia austriaca*, по-видимому, не зависит от распределения доминантных видов, хотя некоторое предпочтение полынок отдает осоке *C. supina*.

Приуроченность одних видов к осочковой микрогруппировке, а других к сизотипчаковой связана с разной влажностью почвы: в первой она влажнее, чем во второй. Повышенная влажность почвы в осочковой микрогруппировке объясняется высокой насыщенностью почвы корнями (табл. 3). Дернина, образованная корнями и корневищами осоки приземистой, способствует накоплению влаги в верхнем слое почвы, что благоприятствует развитию здесь эфемероидов. В почве сизотипчаковой микрогруппировки влаги меньше, поэтому с ней связаны более ксерофитные виды.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав сизотипчаково-осочкового фитоценоза

Вид	Встречаемость, %	Покрытие, %	Вид	Встречаемость, %	Покрытие, %
Poa bulbosa	93.0	13.0	*Potentilla arenaria*	0.5	1.0
Artemisia austriaca	87.0	9.3	*Berteroa incana*	0.5	1.0
Carex supina	72.0	14.2	*Centaurea pseudomaculosa*	0.5	1.0
Festuca valesiaca	60.5	9.3	*Artemisia campestris*	0.5	1.0
Koeleria cristata	12.0	1.0	*Agropyron sibiricum*	0.5	1.0
Gagea pusilla	9.5	1.0	*Convolvulus arvensis*	0.5	1.0
Potentilla bifurca	8.5	1.0	*Clausia aprica*	0.5	1.0
Poa angustifolia	7.0	1.0	*Cynoglossum officinale*	0.5	1.0
Carex praecox	6.0	1.0	*Silene wolgensis*	0.5	1.0
Festuca sulcata	5.5	1.0	*Syrenia siliculosa*	0.5	1.0
Taraxacum officinale	4.5	1.0	*Kochia prostrata*	0.5	1.0
Potentilla argentea	4.0	1.0	*Medicago romanica*	0.5	1.0
Elytrigia repens	3.5	1.0	*Lepidium* sp.	0.5	1.0
Stipa capillata	3.5	1.0	*Lappula* sp.	0.5	1.0
Verbascum orientale	2.5	1.0	*Onosma tinctorium*	0.5	1.0
Achillea nobilis	2.0	1.0	*Poa stepposa*	0.5	1.0
Asperula humifusa	1.5	1.0	*Thalictrum minus*	0.5	1.0
Stipa joannis	1.5	1.0	*Rumex acetosella*	0.5	1.0
Chondrilla juncea	1.0	1.0	*Vicia cracca*	0.5	1.0
Taraxacum serotinum	1.0	1.0	*Coronilla varia*	0.5	1.0

Таким образом, сопряженность между доминантными видами в сизотипчаково-осочковом мозаичном фитоценозе отрицательная. Ксерофитные злаки (*Koeleria cristata*) положительно сопряжены с *F. valesiaca* и отрицательно с *C. supina*, а эфемероиды (*Poa bulbosa*, *Gagea pusilla*), наоборот, положительно сопряжены с *C. supina* и отрицательно с *F. valesiaca*. Распределение ксерофитного полукустарничка *Artemisia austriaca* не зависит от распределения доминантных видов.

ТАБЛИЦА 2

Сопряженность видов
(коэффициент Коула)
с *Festuca valesiaca* и *Carex supina*

Вид	*Festuca valesiaca*	*Carex supina*
Poa bulbosa	—0.46	+0.06
Artemisia austriaca	—0.02	+0.11
Koeleria cristata	+0.52	—0.45
Gagea pusilla	—0.31	+0.78

ТАБЛИЦА 3

Вес воздушно-сухой массы подземных органов в осочковой и сизотипчаковой микрогруппировках в слое почвы от 0 до 10 см площадью 1 м²

Вид	Вес, г
Осочковая группировка	
Carex supina	321.7
Artemisia austriaca	1.7
Всего	323.4
Сизотипчаковая группировка	
Festuca valesiaca	204.0
Artemisia austriaca	1.4
Elytrigia repens	12.9
Carex supina	18.1
Koeleria cristata	1.6
Taraxacum officinale	0.5
Всего	238.5

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Миркин Б. М. (1970). Введение в количественные методы анализа растительности. — Рокицкий П. Ф. (1973). Биологическая статистика.

Саратовский
государственный университет.

Получено 17 IV 1975.

УДК 581.524.44 (470.67)

П. Л. Львов

О НЕКОТОРЫХ ЗАМЕЧАТЕЛЬНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ ДАГЕСТАНА

P. L. LVOV. ON SOME REMARKABLE PHYTOCOENOSES OF DAGHESTAN

Кратко характеризуются некоторые замечательные фитоценозы Дагестана и называются слагающие их редкие, эндемичные и реликтовые виды растений, представляющие интерес для понимания эволюции растительного покрова и нуждающиеся в охране.

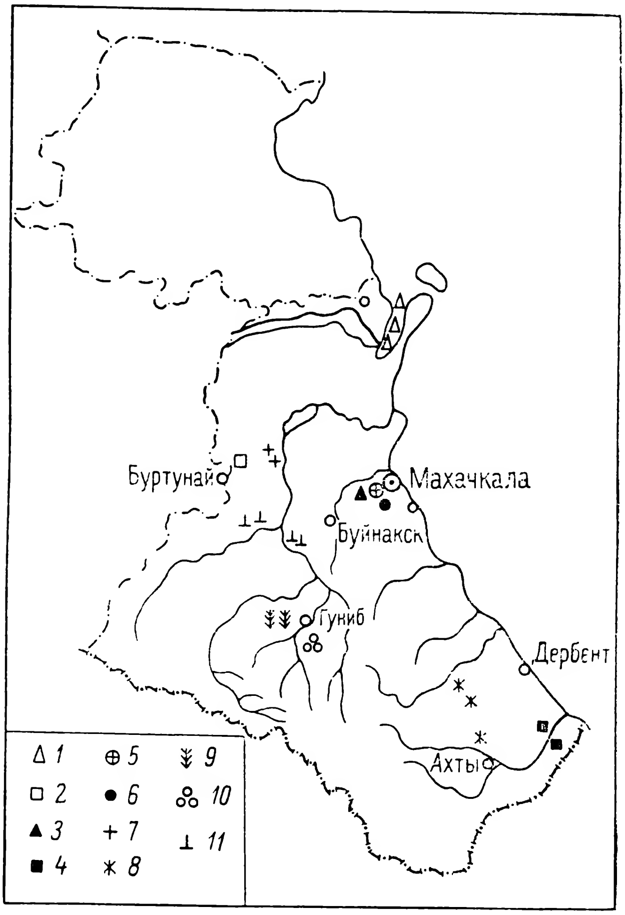
Разнообразие климатических и почвенных условий, расчлененный горный рельеф и сложная геологическая история Дагестана являются причиной развития на этой сравнительно небольшой территории весьма интересной флоры и растительности. Богатая флора и разнообразный растительный покров Дагестана издавна привлекают к себе внимание ботаников. Еще в конце XVIII и начале XIX вв. отдельные естествоиспытатели проникли в Дагестан и совершили свои путешествия в трудных условиях того времени. Одним из первых исследователей флоры этого края был С. Г. Гмелин. В дальнейшем здесь побывали И. А. Гюльденштедт, Маршалл Биберштейн, Ф. И. Рупрехт, А. К. Беккер, Г. И. Радде, Я. С. Медведев, Н. И. Кузнецов, Ф. Н. Алексеенко, В. И. Липский, А. Ф. Флеров, Б. Ф. Добрынин, И. В. Новопокровский, Н. И. Вавилов, А. А. Майоров, Р. И. Аболин, Е. В. Шифферс, Л. Г. Раменский, И. И. Тумаджанов, В. З. Гулисашвили и мн. др. Они провели важные флористические и ботанико-географические исследования, произвели геоботаническое описание интересного растительного покрова и сделали соответствующие выводы и заключения.

Большой вклад в дело изучения флоры Кавказа внес Н. И. Кузнецов. Он первый из исследователей разработал основные положения истории развития флоры Кавказа и пришел к выводу, что Дагестан — один из центров развития на Кавказе нагорно-ксерофитной и степной флоры, и многие элементы южнорусских степей обязаны ему своим первоначальным происхождением.

Яркий след в познании происхождения флоры и растительности оставили многочисленные работы А. А. Гроссгейма (1936). А. В. Фомин (1900) был одним из первых ботаников, обнаруживших в высокогорном Дагестане буковые леса. В работе Ф. Н. Алексеенко (1907) мы находим упоминание о произрастании тисса в окрестностях с. Зизик Касумкентского р-на. Оно оставалось неизвестным многим ботаникам, и до недавнего времени считалось, что тисса в Дагестане нет (Львов, 1959а, 1965б). А. А. Майоров (1928) открыл на Сарыкумском песчаном бархане оазис флоры, свойственный Средней Азии. И. И. Тумаджанов (1966) обнаружил в Ботлихской котловине Нагорного Дагестана древнюю пустыню, в видовом составе которой принимают участие галофиты засоленных пустынь Прикаспийской низменности.

Предпринятое в последние годы ботаниками Дагестана изучение лесной, нагорно-ксерофитной, водно-болотной и других типов растительности позволило выявить замечательные фитоценозы, в видовом составе которых много полезных, интересных реликтов, неповторимых дагестанских эндемов и других редких растений, среди которых свыше 100 видов впервые упоминается для флоры этого региона. Вместе с тем установлено, что в ряде мест исчезают леса, оголяются горные склоны, иссушаются водоемы, на грани исчезновения находятся многие популяции с редкими, реликтовыми и эндемичными видами растений.

Ниже кратко характеризуются некоторые замечательные фитоценозы Дагестана, которые необходимо сохранить как исторические памятники природы, помогающие познать историю формирования флоры и эволюцию растительного мира (см. рисунок).



Картосхема местонахождений некоторых фитоценозов Дагестана.

1 — водная растительность Аграханского залива, *2* — торфяное болото у Буртуная, *3* — псаммофиты Сарыкумского бархана, *4* — лиановые леса дельты р. Самур, *5* — дубовые леса окрестностей Махачкалы, *6* — талгинские арчевые редколесья, *7* — березовые рощи в предгорьях, *8* — кисличниковые букняки, *9* — карахские сосняки, *10* — гунибские березняки, *11* — тисс во внутригорном Дагестане.

Водная растительность Аграханского залива с редкими видами. Водоемы равнинного Дагестана являются ценным природным объектом, и их нужно разумно использовать. Водно-болотная растительность низменности служит пастбищем для зимовки водоплавающих птиц и местом нереста рыб. Аграханский залив — уникальный природный ландшафт. Вода в нем опресненная, хорошо прогревается, не всегда замерзает; все это способствует развитию богатой флоры и фауны. Здесь произрастают разнообразные растения, и среди них — *Trapa hyrcana*,[1] *Vallisneria spiralis*, *Nymphaea alba*, *Utricularia vulgaris*, *Salvinia natans*, *Marsilea quadrifolia* и др.

Растительность торфяного болота во внешнегорном Дагестане. В 1973 г. в окрестностях Буртуная Казбековского р-на на высоте 1140 м над ур. м. обнаружено и описано (Соловьева, 1974б) торфяное болото с доминированием в моховом покрове *Sphagnum squarrosum* Crome с незначительной примесью зеленых мхов: *Calliergonella cuspidata* (Brig.) Loeske и *Mnium rostratum* Hedw. В травяном покрове преобладают *Carex vesicaria* и *Juncus effusus*; встречаются *Utricularia vulgaris*, *Typha latifolia* и *Potamogeton* sp. В угнетенном виде на болоте растут *Alnus incana*, *Betula litwinowii* и *Frangula alnus*.

Псаммофиты Сарыкумского бархана. Весьма интересным и уникальным памятником является Сарыкумский (Кумторкалинский) бархан, расположенный на левом берегу р. Шура-Озень у железнодорожной ст. Кумторкала. По своей величине бархан является единственным не только в СССР, но и во всей Азии — относительная высота Сарыкума достигает 213 м. «Громада песков имеет подобие высокой гряды, или, точнее, высокого барханного хребта, который тянется версты на три», — пишет в своей монографии Майоров (1928 : 24). Бархан представляет собой как бы оторванную окраину древних среднеазиатских пустынь и характеризуется наличием представителей их флоры. На бархане был открыт редкостный оазис флоры сыпучих песков, свойственный Средней Азии и названный Майоровым подлинным, в живом виде музеем дикорастущей специально приспособленной и древней флоры. Здесь встречаются редкие для Кавказа эндемичные виды туранского происхождения: *Eremosparton aphyllum*, *Astragalus carakugensis*, *A. lehmannianus*, *Centaurea majorovii* и *Asperula diminuta*. Обычны на бархане *Calligonum aphyllum*, *Elymus giganteus*, *Artemisia arenaria*, *Carex colchica*, *Melilotus polonicus* и *Agriophyllum arenarium*.

---

[1] Латинские названия растений приведены по «Флоре СССР», I—XXX, 1934—1964.

Интересно отметить, что на противоположном, правом берегу р. Шура-Озень передовые хребты покрыты можжевелово-сосновым редколесьем с примесью *Betula pendula*. В ботанико-географическом отношении Сарыкум и его окрестности служат стыком нескольких флор: с северо-запада — сарматской степной флоры с многочисленными эфемерами, с северо-востока — туранской флоры с многочисленными псаммофитами, с юга — флоры с бореальными элементами (сосна, береза, осина).

Лиановые леса низовий Самура. В дельте р. Самур произрастают замечательные лиановые дубовые леса. Они выглядят зеленым оазисом на фоне типичной полупустынной растительности. Развитие лесов здесь, в условиях незначительного количества осадков, обусловлено близостью грунтовых вод, множеством родников и ручьев и довольно высокой годовой относительной влажностью воздуха (79%). Растительный покров низовий Самура поражает своим разнообразием. Одних только деревьев и кустарников тут насчитывается 68 видов. Характерно обилие лиан: *Hedera pastuchovii*, *Periploca graeca*, *Smilax excelsa*, *Vitis silvestris*, *Lonicera caprifolium*, *Clematis orientalis*, *C. vitalba*, *Rubus sanguineus*, *R. caesius*, *Humulus lupulus*, *Solanum persicum*, *Asparagus verticillatus*, *Calystegia sepium*, *Rubia iberica*. Лианы местами настолько сильно переплетаются своими стеблями, что делают лес непроходимым. Из редких древесных и кустарниковых пород единичными экземплярами встречаются *Pterocarya pterocarpa* и *Pyracantha coccinea*, а из травянистых — *Allium tripedale* — также редкое эндемичное средиземноморское растение, известное из Нахичеванской АССР.

Видимо, специфическими экологическими условиями микрорайонов дельты Самура можно объяснить непомерное развитие, или гигантизм, некоторых древесно-кустарниковых и травянистых видов. Так, в тенистом и влажном лесу с очень рыхлой почвой встречаются особи *Swida australis*, стебли которой достигают 12—13 м длины. Верхушечные побеги таких экземпляров, имеющие вид тонких шнуров, поникают и иногда, соприкасаясь с землей, укореняются (Львов, 1957). Можно назвать также *Mespilus germanica*, стволы которой достигают 10 м высоты; *Prunus divaricata*, имеющую вид дерева 15 м высоты и 34 см в диаметре; *Crataegus pentagyna*, вырастающий до 20 м в высоту и 18 см в диаметре. И у других видов обнаруживается формовое разнообразие, что делает дельту Самура хорошим объектом для исследований генетики и эволюции растений.

Леса Самура генетически связаны с лесами Закавказья. Их сближают обилие лиан, видовой состав деревьев и кустарников и фитоценотическое сходство. Наличие здесь реликтовых видов (*Pterocarya pterocarpa*, *Alnus barbata*, *Hedera pastuchovii*, *Smilax excelsa* и *Vitis silvestris*) сближает их с гирканскими лесами. Об этом же свидетельствуют растущие там *Orobanche hederae* и *Oplismenus undulatifolius*.

Дубовые леса окрестностей Махачкалы. Определенный ботанический интерес представляет растительный покров горы Таркитау и ее окрестностей. Это место стыка среднеазиатской пустынной и кавказской лесной растительности, где представлен пестрый набор сообществ и флористических комплексов. Здесь сохранились дубовые леса и редколесья, образованные дубом пушистым, сосновые редколесья, шибляк, скальная, степная и пустынная растительность. Наблюдается некоторая общность местной флоры с флорой Закавказья, особенно Талыша, вследствие наличия общих видов: *Acer hyrcanum*, *Allium paradoxum*, *Hordeum bulbosum*, *Nonea decurrens*, *Carex phyllostachys*, *Veronica ceratocarpa*. Здесь еще и теперь сохранились реликты и эндемы: *Acer hyrcanum*, *A. laetum*, *Quercus iberica*, *Fagus orientalis*, *Pyrus caucasica*, *Cotinus coggygria*, *Allium grande*, *Corydalis tarkiensis* Prokh., *Delphinium macropogon* Prokh., *Astragalus kukurtavicus* Prokh., *Primula woronowii*, а также лианы, интересные папоротники, плодовые и ценные декоративные виды растений (Львов, 1972).

Талгинские арчевые редколесья. Определенный научный и практический интерес представляют изучение и сохранение фрагментов арчевого и соснового редколесий сухих предгорий Дагестана. Можжевеловые редколесья, как указывают исследователи, изучавшие этот тип растительности в Армении, Азербайджане и в Крыму, возникли в третичное время и являются исконными реликтовыми насаждениями. В окрестностях курорта Талги сохранились небольшие рощи, группы и отдельные деревья *Juniperus polycarpos*. К нему присоединяются *Quercus pubescens* и *Q. petraea*, а из кустарников — *Celtis caucasica*, *C. glabrata*, *Juniperus oblonga*, *Pyrus salicifolia*, *Cotinus coggygria*, *Rhus coriaria* и *Cerasus incana*.

Талгинские арчевники характеризуются разнообразием, пестротой и мозаичностью состава растительных группировок и ксерофитностью покрова. Важной их особенностью является наличие узких эндемов и видов с разорванными ареалами: *Agropyron gracillimum*, *Anthemis fruticulosa*, *Astragalus alexandri*, *A. haesitabundus*, *A. interpositus*, *A. kukurtavicus*, *Convolvulus ruprechtii*, *Crambe gibberosa*, *Gypsophila capitata*, *Matthiola daghestanica*, *Reseda globulosa*, *Salvia canescens*, *Salsola daghestanica*, *Sempervivum caucasicum*, *Serratula transcaucasica*, *Stipa caucasica*, *Teucrium canum*. Из других представителей нагорных ксерофитов наблюдаются *Ancathia igniaria*, *Haplophyllum villosum*, *Fumana procumbens*, *Zosimia absinthifolia*, *Artemisia caucasica*, *Teucrium polium* и *Lappula saxatilis* (Львов, 1969).

Сосновые редколесья сухих предгорий. Сосновые редколесья можно видеть в сухих предгорьях начиная с окрестностей Пельтиевска Кизилюртовского р-на и далее на юго-восток, южнее Махачкалы, на высоте 300—700 м над ур. м. Эти редколесья характеризуются особым сложением и видовым составом и отличаются от сосновых лесов горного Дагестана (Львов, 1959b). На каменистых (из песчаников) склонах передовых хребтов вместе с сосной местами растут *Betula pendula*, *Celtis glabrata*, *Pyrus salicifolia*, *Cotinus coggygria*, *Rhamnus pallasii*, *Astragalus denudatus* и *Cerasus incana*. Травянистый покров ксерофитный, слабо развит; лесные виды почти отсутствуют. Сосняки предгорий — реликтовые ассоциации, в которых ледниковые реликты (сосна, береза, осина) сочетаются с позднее пришедшими ксерофитами.

Березовые рощи среди грабово-дубовых лесов предгорий обнаружены на высоте 550—650 м на левом берегу р. Сулак у с. Зубутли Казбековского р-на. В виде примеси к *Betula pendula* присоединяются *Pinus sosnowskyi*, *Carpinus caucasica*, *Populus tremula*, *Salix caprea* и *Tilia caucasica*. В видовом составе травостоя обычна *Ramischia secunda*, а в моховом покрове доминирует *Rhytidiadelphus triquetrus* (Львов, 1973). Наличие в этих лесах боровых элементов свидетельствует о более широком распространении сосновых и березовых лесов в прошлом, которые проникли сюда в ледниковый период.

Выявление и изучение сосновых редколесий и остатков березовых рощ предгорий имеют важное значение для выяснения истории развития растительного покрова и смены сосняков широколиственными лесами. Как известно, сосна и береза являются реликтами ледникового периода.

Кисличниковые букняки внешнегорного Дагестана. Их нахождение во внешнегорном Дагестане представляет несомненный научный интерес. Такие буковые ласа с *Oxalis acetosella*, *Ra-*

mischia secunda, *Pyrola rotundifolia* и другими видами известны в Хивском, Табасаранском и Казбековском р-нах (Львов, 1964). В составе древостоя, кроме бука, в качестве примеси имеются *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia* и *Quercus macranthera*, а в Казбековском р-не, кроме того, еще встречаются *Acer trautvetteri*, *Pyrus sosnowskyi* и *Taxus baccata*.

Сходные букняки, но уже на фоне сосновых и березовых лесов, произрастают в высокогорном сланцевом Дагестане. В их травостое, кроме названных боровых элементов, встречаются еще *Vaccinium myrtillus*, *Goodyera repens* и др. Наличие боровых элементов в буковых лесах высокогорного Дагестана свидетельствует, по Тумаджанову, о том, что бук заселил и продолжает заселять здесь площади, ранее занятые исключительно сосняками. Видимо, то же можно сказать и о букняках внешнегорного Дагестана (Львов, 1970).

Карахский сосновый лес. Расположен на северном склоне хребта, тянущегося с правой стороны Бец-ор, притока Каракойсу, на высоте 1800—2300 м над ур. м. Здесь наблюдаются чистые сосняки с доминированием сосны Сосновского. Выражены вейниковые, чернично-вейниковые и зеленомошные группы ассоциаций. Аналоги северных боров — чистые сосновые леса — редкость для Дагестана. Карахский лес — почти единственный в Нагорном Дагестане сосняк, сохранивший девственный облик.

Гунибская березовая роща. Интересным памятником природы является Гунибское плато, расположенное в центральной части горного Дагестана с наивысшей точкой на уровне 2351 м. Березовые леса начинаются с 1450 м над ур. м., верхняя граница леса проходит на высоте 1950 м. Леса сосредоточены на северных склонах. Лесообразующей породой является *Betula litwinowii*. Распространены разнотравно-злаковые и субальпийско-разнотравные березняки. На южных склонах преобладает нагорно-ксерофитная растительность, в образовании которой участвуют многие эндемы.

Среди древесных пород заслуживает охраны реликтовая, редкая, эндемичная для Центрального и Восточного Кавказа *Betula raddeana*. Этот вид впервые был описан из Гуниба, и здесь обнаружено сейчас большое формовое его разнообразие, изучение которого очень важно для решения вопросов эволюционной теории.

Гунибская березовая роща давно привлекает внимание ботаников как объект охраны. Н. И. Кузнецов (1913 : 214—215) писал: «Я бы запретил всякую рубку леса на Верхнем Гунибе, всякую пастьбу скота здесь, сенокосы и сделал бы грандиозный национальный парк, интересный для нас и как памятник природы и еще больше, пожалуй, как исторический памятник. . . Гуниб поистине мог бы быть настоящим национальным парком, не хуже национальных парков Америки».

Нагорно-ксерофитная растительность. Кузнецов (1910) считал Дагестан одним из центров развития на Кавказе нагорно-ксерофитной растительности, существующей с конца третичного периода. В то же время он писал, что «наиболее типичную дагестанскую растительность — нагорно-ксерофитную — мы знаем меньше всего как относительно ее состава, так и географического распространения по Дагестану» (стр. 240), и далее: «. . . из всех трех типов дагестанской растительности она наиболее интересна с точки зрения изучения истории флоры страны» (стр. 260). Видовой состав нагорно-ксерофитной растительности характеризуется травянистыми многолетниками, нередко с деревенеющими стеблями, и примесью кустарников и полукустарничков. Почти отсутствуют однолетники, луковичные и клубненосные растения. Фитоценозы этого типа растительности развиваются во всех высотных поясах гор, поэтому флористический состав их богат, в частности, эндемичными для Дагестана видами (Чиликина, 1960). Особенно своеобразны фитоценозы нагорно-ксерофитной растительности внутригорного известнякового Дагестана, отличающегося большой сухостью климата и разнообразием эдафических условий. Здесь к известняковым субстратам приурочены фрагменты соснового редколесья с элементами горно-степной растительности, смешанные полидоминантные фитоценозы фриганы, фитоценозы с преобладанием *Salvia canescens*, фитоценозы с преобладанием чабрецов (*Thymus daghestanicus*, *T. collinus* и др.), фитоценозы с преобладанием *Artemisia salsoloides*, фитоценозы с доминированием *Salsola daghestanica* и др.

С перечисленными фитоценозами связан целый ряд дагестанских эндемов, многие из которых очень древние: *Scabiosa gumbetica*, *Hordeum daghestanicum*, *Sosnowskya ruprechtii* и *Helianthemum daghestanicum* (Еленевский, 1966).

В южном сланцевом Дагестане фитоценозы нагорно-ксерофитной растительности распространены на щебнистых почвах южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций Рутульского, Ахтынского и Курахского р-нов и поднимаются по долинам рек в горы до 1250 м над ур. м. Здесь обычны смешанные полидоминантные фитоценозы и группировки с преобладанием трагакантовых астрагалов (*Astragalus denudatus*, *A. aureus*). Из других видов характерны *Salvia beckeri*, *Beta macrorrhiza*, *Rumex acutatus* и *Cirsium sinuatum*. По своему происхождению большая группа видов нагорно-ксерофитной растительности связана с Нагорным Дагестаном кавказского типа ареала, меньшая — с переднеазиатским и другими типами ареалов.

Древняя пустыня в Нагорном Дагестане. Большой интерес представляет охарактеризованная Тумаджановым растительность гипсоносной глинистой пустыни в Ботлихской котловине Нагорного Дагестана, в сложении которой принимают участие *Salsola dendroides*, *Artemisia taurica*, *Nitraria schoberi*, *Reaumuria hypericoides*, *Kochia prostrata* и *Lasiagrostis caragana*. Обычны в караганных пустынях Нагорного Дагестана также *Atraphaxis spinosa*, *A. tournefortii*, *Medicago daghestanica*, *Astragalus kukurtavicus* и *Zygophyllum fabago*.

Как отмечает Тумаджанов (1966 : 787), для этой пустыни «характерны большая мозаичность и комплексная ассоциированность с элементами нагорно-ксерофитной фриганоидной растительности и средиземноморскими степями с господством бородача». «Для понимания истории флоры растительности Нагорного Дагестана, — пишет далее Тумаджанов (1966 : 789), — не меньшее значение наряду с местными эндемиками имеют растения, сохранившиеся здесь в неизменном виде, изолированные обитания которых (например, *Nitraria schoberi*, *Salsola dendroides*, *S. ericoides* и ряда других) приобретают значение реликтов, вскрывающих перед нами пройденные этапы палеогеографического развития этой горной страны».

Сообщества с участием *Taxus baccata* в известняковом Нагорном Дагестане. Научный интерес представляет нахождение тисса во внутригорном известняковом Дагестане. Описаны две ассоциации с тиссом: в окрестностях Гергебиля и сел. Арадерих Гумбетовского р-на. В районе Гергебиля тисс растет на каменистых известняках в неглубоком ущелье южного склона правого берега Каракойсу на высоте 1260 м над ур. м. Описанные ассоциации отличаются от буковых лесов с тиссом внешнегорного Дагестана составом деревьев, кустарников и травяного покрова, сложением и экологией (Львов, 1959б, 1965б).

Следует заметить, что некоторые из перечисленных редких и даже уникальных фитоценозов Дагестана подвергаются усиленному воздействию человека. В лесах и редколесьях производятся массовые рубки и выпас скота, вырубаются на новогодние елки сосна, тисс и можжевельники, усиленному выпасу подвергаются Сарыкумский бархан и склоны с нагорно-ксерофитной, степной и луговой растительностью, заметно обмелел Аграханский залив. Некоторые из охарактеризованных фитоценозов находятся на грани уничтожения.

В целях изучения истории формирования флоры и растительного покрова, сохранения естественного генофонда, введения в культуру декоративных, лекарственных, дубильных и других полезных растений, предотвращения эрозионных процессов на горных склонах все эти редкие фитоценозы и слагающие их виды растений подлежат тщательной охране. Назрела необходимость организации в Дагестане заповедников, национального парка в Гунибе, создания заказников и ботанического сада и объявления некоторых фитоценозов ботаническими памятниками.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Ф. Н. (1907). Ботанические исследования на Кавказе в 1902 году. Тр. Бот. музея АН, в. III. — Буш Н. А. (1905). Ботаническое путешествие по западному Дагестану. Тр. СПб. Бот. сада, XXIV. — Гроссгейм А. А. (1925). Типы растительности северной части Нагорного Дагестана. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. — Гулисашвили В. З. (1961). Реликтовые древесные породы ледникового времени Кавказа — показатели распространения ледникового покрова. Бюлл. МОИП, отд. биол., 66, 4. — Гулисашвили В. З. (1964). Природные зоны и естественноисторические области Кавказа. — Еленевский А. Г. (1966). О некоторых замечательных особенностях флоры внутреннего Дагестана. Бюлл. МОИП, отд. биол., 71, 5. — Кузнецов Н. И. (1910). Нагорный Дагестан и значение его в развитии флоры Кавказа. Изв. Русск. геогр. общ., 46, 6—7. — Кузнецов Н. И. (1913). В дебрях Дагестана. Изв. Русск. геогр. общ., 49, 1—3. — Львов П. Л. (1957). К биологии свидины южной. Бюлл. ГБС, 29. — Львов П. Л. (1959а). Современное состояние флоры «эоловой пустыни» у подножия Дагестана. Бот. ж., 44, 3. — Львов П. Л. (1959б). Тисс ягодный в Дагестане. Бот. ж., 44, 6. — Львов П. Л. (1959в). Фрагменты соснового редколесья в сухих предгорьях Дагестана. Бот. ж., 44, 11. — Львов П. Л. (1961а). Краткий очерк лесной растительности дельты р. Самура. Бот. ж., 46, 1. — Львов П. Л. (1961б). К нахождению *Nectaroscordum tripedale* в дельте Самура. Бот. ж., 46, 8. — Львов П. Л. (1962). Природа Дагестана. Охрана природы нижнего Дона и Северного Кавказа. — Львов П. Л. (1964). Леса Дагестана. — Львов П. Л. (1965а). Сосново-дубовое редколесье с примесью березы в сухих предгорьях Дагестана. Докл. высш. шк., сер. биол. науки, 1. — Львов П. Л. (1965б). Тисс во внутригорном Дагестане. В сб.: Ботаника, физиология растений и растениеводство. — Львов П. Л. (1969). Арчевые редколесья Дагестана. Бот. ж., 54, 3. — Львов П. Л. (1970). К распространению буковых лесов в Дагестане. Бот. ж., 55, 9. — Львов П. Л. (1971а). Ботанические памятники природы Дагестана. В сб.: Вопросы охраны ботанических объектов. — Львов П. Л. (1971б). К флоре Дагестана. Новости систематики высших растений, 8. — Львов П. Л. (1972). К изучению флоры и растительности окрестностей Махачкалы. Сб. научн. сообщ. Дагестанск. отд. ВБО. 3. — Львов П. Л. (1973). Березняки внешнегорного Дагестана. Бот. ж., 58, 1. — Майоров А. А. (1928). Эоловая пустыня у подножья Дагестана. — Проханов Я. И. (1961). Новые виды из северо-восточного Дагестана. Бот. матер. гербария БИН АН СССР, XXI. — Соловьева П. П. (1965). Леса низменного Дагестана и их хозяйственное значение. В сб.: Ботаника, физиология растений и растениеводство. — Соловьева П. П. (1974а). Характерные черты и закономерности лесной растительности в низменном Дагестане. Научн. докл. высш. шк., сер. биол. науки, 9. — Соловьева П. П. (1974б). Сфагновые болота в Дагестане. Тез. докл. VI Всесоюзн. совещ. по вопр. изучения и освоения флоры и раст. высокогорий. — Тумаджанов И. И. (1940). Бук и буковые леса в Нагорном Дагестане. Тр. Тбилисск. бот. инст., VII. — Тумаджанов И. И. (1966). Древняя пустыня в Нагорном Дагестане. Бот. ж., 51, 6. — Флора СССР. 1934—1966, I—XXX. — Фомин А. В. (1900). Предварительный отчет о ботанико-географических экскурсиях в восточном Закавказье. Изв. Русск. геогр. общ., 36, 3. — Чиликина Л. Н. (1960). Очерк растительности Дагестанской АССР и ее природных кормовых угодий. Тр. Отд. раст. ресурсов Дагестанск. ФАН СССР, II. — Чиликина Л. Н., Е. В. Шифферс, И. И. Волкова, Н. А. Яруллина. (1960). Карта растительности Дагестана с объяснительным текстом.

Дагестанский
государственный университет,
Махачкала.

Получено 19 XII 1974.

ТОМ 61 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1976, № 1

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 635.9 (571.63)502.7

Д. Л. Врищ

КРАСИВОЦВЕТУЩИЕ ТРАВЯНИСТЫЕ ВИДЫ ПРИМОРСКОГО КРАЯ И ИХ ОХРАНА

D. L. VRISHCH. BEAUTIFULLY FLOWERING HERBACEOUS PLANTS OF PRIMORJE REGION AND THEIR PROTECTION

Флора Приморского края богата декоративными видами, что обусловлено положением и физико-географическими условиями края. На интенсивно окультуренных территориях исчезают ценные декоративные виды. При выборе способов и мер охраны красивоцветущих растений следует учитывать их ценность, перспективу использования в народном хозяйстве, пластичность, приспособляемость, распространенность и запасы в естественных местообитаниях. Особых охранных мер требуют виды с ограниченным ареалом или встречающиеся крайне редко.

Пространства, которые заняты естественными биогеоценозами на нашей планете, еще составляют более половины площади суши, но они сокращаются в связи с урбанизацией, увеличением площадей под сельскохозяйственными культурами и индустриальным строительством. На Советском Дальнем Востоке естественные биогеоценозы сохранились в большей степени по сравнению с европейской частью СССР. Но и здесь с каждым годом возрастает использование природных богатств для нужд народного хозяйства, увеличивается население и, следовательно, антропогенный пресс становится все более сильным. Из всех районов дальневосточного региона наиболее освоен и изучен во флористическом отношении Приморский край.

Флора Приморского края особенно богата декоративными видами. Флористическое богатство обусловлено географическим положением и физико-географическими условиями края. Здесь нашли пристанище северные и южные, таежные и степные, скальные и луговые растения. Широко известны за пределами края и реликтовые водные декоративные виды: лотос Комарова *Nelumbo komarovii*, эвриала устрашающая *Euryale ferox*, бразения Шребера *Brasenia schreberi* (Куренцова, 1968). Особой популярностью пользуется лотос Комарова, и это понятно, так как в умеренной зоне не произрастает другой вид с такими крупными и яркими цветками. Три вышеперечисленных вида сохранились в водных бассейнах в крайних условиях своего существования у северной границы ареала, и любое нарушение этих условий может оказаться для них губительным.

На интенсивно окультуриваемых территориях естественная растительность постепенно изменяется и, как правило, обедняется ее видовой состав. Исчезают ценные декоративные виды. От ботаников в настоящее время зависит многое — будут ли наши леса и луга через 100—200 лет пестреть разными красками или же красивоцветущие виды исчезнут совсем. Существуют два рациональных способа сохранения ценных видов. Первый — сохранение растений в естественных условиях обитания путем создания заповедных территорий и заказников, что давно и успешно проводится в жизнь в нашей стране. Не менее эффективен второй способ — введение интересных видов в культуру. Этому в значительной мере способствуют ботанические сады (Цицин, 1974).

Известен целый ряд видов, которые в природных условиях или уже исчезли или находятся на грани исчезновения, но которые отлично чувствуют себя в ботанических садах. Хорошо известен опыт возделывания многих травянистых декоративных видов дальневосточной флоры, как например представителей родов лилия *Lilium*, касатик *Iris*, гвоздика *Dianthus*, астильба *Astilbe*, ширококолокольчик *Platycodon*.

Дикорастущие кустарники дальневосточной флоры высаживаются для озеленения городов европейской части СССР. Это — роза морщинистая *Rosa rugosa*, дазифора даурская *Dasiphora davurica*, принсепия китайская *Prinsepia sinensis*, чубушник тонколистный *Philadelphus tenuifolius*, ч. Шренка *Ph. schrenkii*.

В настоящее время не все красивоцветущие виды введены в культуру, хотя возможность использования их для озеленения городов и поселков велика. В природе можно отыскать интересные формы с новыми декоративными качествами. Дикорастущие виды дальневосточной флоры — прекрасный материал для гибридизации и селекционной работы.

Ботанический сад Дальневосточного научного центра Академии наук СССР (Владивосток) с начала своего существования занимается выявлением, накоплением и инвентаризацией красивоцветущих и других декоративных видов флоры Дальнего Востока. В последние два года в Саду, кроме того, ведется работа по инвентаризации и накоплению не только декоративных растений, но и редких и исчезающих видов. В Ботаническом саду накоплен некоторый опыт по размножению и сохранению в культуре ценных декоративных видов местной флоры.

Особенно богата флора Приморского края красивоцветущими травянистыми растениями открытых местообитаний. В частности, эфемеры характеризуются также пышным развитием. Некоторые роды, представители которых встречаются на территории края, знамениты исключительно декоративными видами: *Adenophora*, *Adonis*, *Aquilegia*, *Anemone*, *Astilbe*, *Belamcanda*, *Bergenia*, *Callistephus*, *Campanula*, *Convallaria*, *Corydalis*, *Cypripedium*, *Dendranthema*, *Dianthus*, *Dicentra*, *Draba*, *Epimedium*, *Eranthis*, *Erigeron*, *Fritillaria*, *Funkia*, *Gagea*, *Gentiana*, *Gypsophyla*, *Hemerocallis*, *Heteropappus*, *Hylomecon*, *Hypericum*, *Iris*, *Jeffersonia*, *Lilium*, *Lloydia*, *Lychnis*, *Meehania*, *Paeonia*, *Papaver*, *Parnassia*, *Platycodon*, *Polemonium*, *Primula*, *Pulsatilla*, *Scabiosa*, *Scilla*, *Solidago*, *Spiranthes*, *Thermopsis*, *Thladiantha*, *Trillium*, *Trollius*, *Viola*. Вероятно, список родов с декоративными видами, ареал которых охватывает Приморский край, можно еще продолжить. Среди этого множества красивоцветущих растений есть роды, представленные несколькими декоративными видами. Большим числом декоративных видов славятся роды: *Lilium*, *Iris*, *Cypripedium*, *Hemerocallis*, *Pulsatilla*, *Anemone*, *Heteropappus*, *Campanula*, *Adenophora* и *Dendranthema*.

Красивоцветущие виды обычно входят в состав сложных ценозов и редко преобладают в количественном отношении. Почти монодоминантные заросли можно наблюдать у таких видов, как *Funkia lancifolia*, *Convallaria keiskei*, *Trillium kamtschatcense*, *Iris laevigata*, *I. kaempferi*, *I. setosa*, *Paeonia lactiflora*, *Caltha silvestris*, *Lilium pumilum*, *Epimedium koreanum*. Некоторые эфемеры также образуют сплошные заросли: виды *Anemone*, *Hepatica asiatica*, *Adonis amurensis*, *Hylomecon vernalis*, некоторые виды *Corydalis*. Среди представителей *Compositae* монодоминантные группы образуют виды *Erigeron*.

Запасы перечисленных видов в природе велики, и пока над ними не висит угроза уничтожения, но беспорядочный массовый сбор цветущих растений приводит к быстрому сокращению их численности.

Красивоцветущие виды флоры Приморского края занимают различные экологические ниши, их охотно собирают на букеты, пересаживают в сады, высылают живые растения в другие районы СССР. Они истребляются прежде всего в окрестностях городов и больших поселков. Все это делает проблему охраны красивоцветущих и декоративных видов особенно сложной. Между тем этот вопрос во многих районах стоит очень остро, и в скором времени в некоторых местах края уже нечего будет охранять.

При выборе способа и мер охраны того или иного вида следует иметь в виду его ценность в декоративном отношении, перспективу использования в народном хозяйстве (в качестве декоративного растения и лекарственного сырья), пластичность и приспособляемость, распространенность и встречаемость, численность и запасы в естественных местообитаниях.

Первая группа видов. Особых охранных мер требуют виды первой группы декоративных растений. К этой группе мы относим красивоцветущие виды с ограниченным ареалом на территории СССР и встречающиеся крайне редко. Эти растения следует считать ботанической редкостью. Сюда же мы причисляем и виды, распространение которых связано с биологическими особенностями последних. Эти виды должны находиться под полной охраной закона.

Родоначальником всех культурных астр является *Callistephus chinensis* (L.) Nees. Вид встречается на территории Приморского края только в долине р. Раздольной на скалах и в сухих дубняках. Плодоношение регулярное, но семена вызревают не каждый год из-за ранних заморозков. В природе это довольно редкое растение. В благоприятных условиях ведет себя как однолетник; в иных случаях на первом году жизни оно образует розетку листьев, а на второй год — цветонос, после чего растение отмирает. Необходимо сохранить вид для пополнения генофонда.

Род пролеска *Scilla* на Дальнем Востоке представлен только на крайнем юге Приморского края, в Хасанском районе, одним видом — пролеской японской *Scilla japonica* (Thunb.) Baker. Известны два-три ее местонахождения на п-ове Крабэ и на границе с Корейской Народно-Демократической Республикой. Все наши попытки собрать это интересное декоративное растение пока закончились неудачей. Этот вид в отличие от ранневесенних и летних пролесок цветет в августе и, по словам очевидцев, образует монодоминантные группировки. Пожары могут полностью его уничтожить.

Belamcanda chinensis (L.) Leman — выносливое многолетнее красивоцветущее растение. Ареал этого вида охватывает Индию, Японию, южные и центральные провинции Китайской Народной Республики, п-ов Корею и частично — юг Приморского края. В Хасанском районе (залив Посьет и граница с КНДР) известны его местообитания. За последнее десятилетие этот вид не был собран ботаниками.

Растение лекарственное, широко используется в китайской и тибетской медицине. В Демократической Республике Вьетнам культурой этого вида заняты целые плантации. В Ботаническом саду во Владивостоке ежегодно цветет и дает всхожие семена.

Беламканду китайскую следует считать очень редким растением, если только она совершенно не исчезла с территории края.

Funkia lancifolia Spreng. — единственный вид рода *Funkia*, встречающийся на юге Приморского края в Хасанском районе. Отличное декоративное растение. На территории СССР произрастает на границе своего ареала. Хорошо чувствует себя в условиях культуры. Уже на второй год образует куртины из 7—10 растений. В культуре нетребовательна к почве и к условиям агротехники, внутри посадок нет сорняков. Способна образовывать плотные куртины. Хорошо размножается семенами, всхожесть которых почти 100%. Цветение наступает на 3—4-й год. Используют этот вид как красивоцветущее и бордюрное растение.

Два желтоцветковых ириса Приморского края также требуют строгих мер охраны в целях сохранения их во флоре Дальнего Востока. Это — касатик Блудова *Iris bloudowii* Ledeb. и касатик желтейший *I. flavissima* Pall. — экологически близкие виды. В настоящее время касатик Блудова известен только из Хасанского района. ирис желтейший отмечен нами в Октябрьском и Пограничном районах края. Оба вида страдают от низовых пожаров и уничтожаются при сельскохозяйственном освоении территории. Они не образуют плотных популяций, и в оптимальных условиях на 1 м^2 приходится одно-два взрослых растения. Семенное возобновление в естественных условиях встречается довольно редко, вероятно, вследствие уничтожения растений низовыми пожарами.

Основные запасы таких видов, как скрученник китайский *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames, с. приятный *S. amoena* (M. B.) Spreng. (*Orchidaceae*), сосредоточены в Хасанском районе. В остальных районах Приморского края они встречаются редко, небольшими популяциями. В южном Приморье на вейниковых лугах скрученники китайский и приятный отмечены в количестве 20 и более экземпляров на 1 м^2. Хорошо размножаются семенами, наблюдаются массовые всходы. Эти растения охотно поедаются оленями.

Большой вред этим двум видам наносят пожары. Они полностью уничтожают молодые растения, да и взрослые растения получают значительные ожоги или же сгорают полностью. Культуре эти виды поддаются с большим трудом.

Несомненно, охранными мерами следует предотвратить исчезновение минуарции тонконожковой *Minuartia gracilipes* Kom. (сем. *Caryophyllaceae*). Этот вид встречается только на скалах и образует густые дерновинки. Во время цветения такие дерновинки представляют собой ковер с белыми цветками. В культуре отлично размножается семенами и уже на третий год образует дерновину.

К красивоцветущим растениям, требующим внимания, следует отнести и два травянистых вида из сем. *Berberidaceae* Juss.: джефферсонию сомнительную *Jeffersonia dubia* Benth. et Hook., горянку корейскую *Epimedium koreanum* Nakai. Джефферсония сомнительная широко распространена по всему Приморскому краю. В местах, недоступных для населения, на 1 м^2 встречается по 7—8 растений, образующих небольшие куртинки. В пригородных зонах запасы этого вида очень быстро сокращаются из-за ежегодного сбора цветущих растений. В природных условиях семена почти на 50% повреждаются насекомыми. Массовые всходы мы не наблюдали. Большой интерес представляет этот вид в ботаническом отношении, а также для цветоводов и специалистов по озеленению как ранневесеннее, теневыносливое, красивоцветущее декоративное растение. В условиях культуры образует куртины с 20 и более цветками.

Горянка корейская известна в Приморском крае из трех пунктов: станция Тигровая и сел. Преображение и Милоградово. Растение интересно своими генетическими связями и как декоративное, но в культуру еще не введено. На участке Дальневосточного ботанического сада регулярно цветет в течение 10 лет, но семена образует редко.

Из сем. *Violaceae* к первой группе необходимо отнести фиалку бутеневидную *Viola chaerophylloides* (Regel) и W. Beck. Этот вид знаменит своими красивыми рассеченными листьями и крупными фиолетовыми или беловатыми цветками. Культура этого растения нам неизвестна. При детальном изучении рода фиалки в Приморском крае несомненно будут выявлены и другие виды, требующие уже сейчас защиты со стороны человека.

Некоторые декоративные растения встречаются реже в силу каких-то свойственных им биологических и экологических особенностей. Эти виды прежде всего и нуждаются во внимании со стороны человека. Они, как правило, не образуют плотных куртин и встречаются спорадически. Сюда следует отнести виды *Cypripedium* L. Этот род представлен в Приморском крае видами: башмачок пятнистый *C. guttatum* Sw., б. настоящий *C. calceolus* L., б. вздутый *C. ventricosum* Sw. и б. крупноцветковый *C. macranthum* Sw. Все эти виды — исключительно декоративные растения. Их крупный неправильный цветок всегда ярко окрашен и приковывает внимание своей оригинальной формой.

Виды *Cypripedium* — ярко выраженные энтомофилы. Не менее важной биологической особенностью рода является обязательное сожительство с грибами, которые нам неизвестны. Виды *Cypripedium* на территории Приморского края не встречаются в большом количестве. В местах, недоступных для посещения, на площади 100 м^2 можно насчитать до 20 растений.

Семенное возобновление в природе встречается крайне редко, массовых всходов мы вообще не наблюдали. Слабо размножаются эти виды и вегетативно. Особь в возрасте 6—7 лет дает 2—3 генеративных побега. Нами отмечены наиболее мощные «гнезда»: для башмачка крупноцветкового 4—5 цветочных побега, для б. вздутого — 3—7, для б. настоящего — 3—5. Большее количество побегов образует башмачок пятнистый. У этого вида нередки куртинки из 5—7 генеративных и более 10 вегетативных побегов, которые образуются на тонком корневище (в отличие от толстокорневищных первых трех видов).

В природе мы не наблюдали каких-либо явных следов повреждений видов *Cypripedium*. Чаще всего они страдают от низовых пожаров. Если пожар проходит в марте или в начале апреля, то на взрослых растениях это не отражается, так как почки возобновления надежно укрыты 3—5 см слоем земли. Все эти виды требуют охраны. В первую очередь они страдают от постоянного уничтожения цветоносных побегов, что приводит к исчезновению растений.

Рябчик камчатский *Fritillaria kamtschatcensis* (L.) Fisch. встречается только на берегу моря, очень редок. Это растение в Приморском крае требует охраны, так как оно находится в крайних для него условиях обитания. В Приморье не образует семян, размножается вегетативно.

Запасы примулы дудчатой *Primula fistulosa* Turkev. ничтожно малы. Основная причина — влияние антропогенного фактора: пожары, сельскохозяйственное освоение территорий, сбор цветков для букетов, вытаптывание и т. д. В окрестностях больших поселков и городов вид полностью истреблен. В культуру примула дудчатая не введена. На участке Ботанического сада нормально развивается, цветет и дает всхожие семена несколько лет подряд.

Под угрозой полного исчезновения находится мертензия азиатская *Mertensia asiatica* Macbr., это связано с освоением исконных мест ее обитания под пляжи. В культуре прихотлива и обычно гибнет через 5—6 лет.

Большой интерес в ботаническом отношении представляет лилия поникающая *Lilium cernuum* Kom. На территории Приморского края встречается только на юге. Известны местонахождения этого вида в Хасанском, Шкотовском, Пограничном и Кировском районах. Наиболее крупные и мощные экземпляры лилии вырастают в расщелинах скал. Высота таких растений достигает 90 см, стебель толстый и прочный, листьев 30—50, цветков от 3 до 12, луковица диаметром до 10 см и сложена она из 20—35 узколанцетных чешуй. В высоком разнотравье, среди кустарников растение несколько ниже, стебель тоньше и число цветков редко превышает 3—5. На склонах сопок с бедным травяным покровом, в условиях нарушенного ценоза, растения угнетены. Здесь лилия поникающая едва достигает 10—15 см, образуя 1—2 цветка. Луковица же имеет в диаметре всего до 2 см. Семян в таких местообитаниях лилия почти не образует.

В Хасанском районе, где сосредоточены основные запасы этого ценного декоративного вида, лилия страдает от низовых пожаров. При пожарах полностью прекращается семенное возобновление, так как луковица первые 1—2 года жизни находится неглубоко от поверхности почвы. Кроме того, растениями лакомятся пятнистые олени. Они скусывают лилию под самый корень и не дают ей отрастать, чем и губят растения.

Необходимо поторопиться с охраной этого исчезающего вида. Численность его невелика и за последние 50 лет значительно сократилась. Быстро сокращается и его ареал. Полностью истреблен вид в районах, прилегающих к Владивостоку. Есть опасения, что лилия поникающая исчезнет и на побережье Амурского залива, в окрестностях пос. Славянка.

Лилия ланцетолистная *L. lancifolium* Thunb. и лилия ложнотигровая *L. pseudotigrinum* Carr. встречаются очень редко, небольшими группами из 3—7 растений. Виды находятся здесь на крайних северных пределах своих ареалов. За последние 5 лет нами отмечены по одному разу. Размножаются почти исключительно вегетативно, что также говорит о крайних для них условиях существования. Лилия ланцетолистная на территории Приморского края размножается бульбочками, лилия ложнотигровая — дочерними луковицами, образующимися на подземном «блуждающем стебле».

Вторая группа видов. Вторая группа включает в себя виды, широко распространенные, но запасы и численность которых уменьшились. эти виды нужны человеку для сохранения генофонда. К этой группе мы относим и ряд лекарственных декоративных видов.

Бадан тихоокеанский *Bergenia pacifica* Kom. — высокогорное растение, произрастает в гольцовом поясе хребта Сихотэ-Алинь. Используется как декоративное и лекарственное растение. Запасы этого вида в природных условиях невелики. В культуре ежегодно цветет и дает всхожие семена.

Виды *Gentiana* L. нуждаются в заботе со стороны человека. Род на территории Приморского края представлен двумя экологическими типами видов, цветущих в мае и в сентябре. Майские виды: горечавка растопыренная *G. squarrosa* Ledeb. и г. Цоллингера *G. zollingeri* Fawcett — крошечные растеньица 2—5 см высотой, однолетники или двулетники. Сентябрьские виды более крупные, из них особенно хороши многолетники: горечавка шероховатая *G. scabra* Bunge, г. трехцветковая *G. triflora* Pall., г. ушконосная *G. auriculata* Pall., г. Комарова *G. komarovii* Grossh. Все эти виды не введены в культуру и необходимы для сохранения генофонда. В природе не создают аспектов. Так, в наиболее оптимальных условиях для *G. scabra* и *G. triflora* можно отыскать 1—2 растения на 1 м^2. Возобновляются исключительно семенами. Иногда при наступлении ранних заморозков у осенних видов семена не успевают созреть. Из горечавки охотно делают букеты.

Миниатюрные *G. squarrosa* и *G. zollingeri* страдают от вытаптывания. Запасы их в природе невелики, в лучшем случае можно видеть куртинки из 7—10 растений.

Интересны в декоративном отношении поздними сроками цветения виды *Dendranthema*. Запасы их в естественных условиях невелики, встречаются они единичными экземплярами. Особыми мерами охраны следует обеспечить *D. sichotense* Tzvel., *D. coreanum* (Lévl. ex Vaniot) Worosch., *D. nactongense* (Nakai) Tzvel. и *D. erubescens* (Stapf.) Tzvel. Размножаются все эти виды семенами и вегетативно. Семена всходят уже в 1-й год, а цветки появляются на 2—3-й год. В природных условиях семена часто не вызревают из-за ранних заморозков. Нужны особые меры, чтобы сохранить эти красивоцветущие виды во флоре Приморского края.

Гвоздика пышная *Dianthus superbus* L. и г. бородатая *D. barbatus* L. встречаются редко на территории края. Известны районы Октябрьский и Дальнегорский, где обитают эти виды. Следует взять эти виды под охрану как перспективные для озеленения и для селекционных работ. В благоприятных условиях появляются дружные всходы. Все виды гвоздик не встречаются в больших количествах, а входят единичными экземплярами в фитоценозы.

Astilbe chinensis Franch. et Savat. встречается на лугах в ограниченном количестве. На 1 м^2 в лучшем случае произрастает 2—3 растения. Отзывается на условия культуры увеличением размеров всех основных частей растения.

В Приморском крае необходима охрана еще двух видов гвоздичных: лихнис родственный *Lychnis cognata* Maxim. и л. сверкающий *L. fulgens* Fisch. Это экологически близкие виды, сплошных куртин или аспектов не образуют. На 1 м^2 встречается одно-два взрослых растения. Возобновление удовлетворительное. Произрастают в местах, где производится сенокос, и, следовательно, подвергаются скашиванию. Охотно поедаются скотом. Эти виды необходимо сохранить как генофонд для селекционной работы.

Упомянем еще о двух видах гвоздичных: качим фиолетовый *Gypsophila violacea* (Ledeb.) Fenzl и к. тихоокеанский *G. pacifica* Kom. Это многолетние растения с ажурным ветвлением стебля и мелкими цветками.

Запасы их в природе невелики. В условиях культуры оба вида нетребовательны и растения становятся крупнее.

Ко второй группе видов мы относим ряд представителей *Lilium* L.: лилия даурская *L. pensylvanicum* Ker-Gawl., л. Буша *L. buschianum* Lodd., л. низкая *L. pumilum* DC., л. двурядная *L. distichum* Nakai. Ареалы их не ограничены какой-то одной флористической областью. Все эти виды хорошо возобновляются в природе. В наиболее оптимальных условиях во время цветения создают яркие пятна. Иногда можно найти 5—7 и более цветущих растений на 1 м^2. Вегетативным путем хорошо размножаются лилия даурская и лилия двурядная.

Чрезвычайно большой вред лилии двурядной наносят дикие кабаны. Они целиком перепахивают отдельные участки леса в поисках луковиц лилии. Нам неоднократно приходилось наблюдать в Хасанском, Уссурийском и Шкотовском районах Приморского края значительные по площади земельные участки, «очищенные» таким образом даже от остатков лилий.

Лилии даурская, Буша, низкая и двурядная довольно обычны для Приморского края; еще встречаются большими группами в сохранившихся естественных ценозах. Вблизи городов и поселков лилии почти полностью истреблены, и в настоящее время они становятся редкостью на участке шоссе от Владивостока до Хабаровска. Еще 10 лет тому назад под Владивостоком можно было встретить лилию даурскую и Буша, сейчас в пригородных лесах сохранилась лишь лилия двурядная.

Ко второй группе видов следует отнести и красивоцветущие лекарственные растения, такие как *Fritillaria ussuriensis* Maxim., *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC., виды *Adenophora* и др. Запасы их значительно сократились в связи с заготовкой в качестве сырья для лекарственных препаратов. Виды эти еще не выращиваются в культуре, и сырье получают из природных запасов. Перечисленные растения собираются также на букеты, что резко снижает их семенное возобновление (Соколов и др., 1971). Еще одна важная причина сокращения численности этих видов — низовые пожары.

Виды *Paeonia* L.: пион весенний *P. vernalis* Mandl, п. японский *P. japonica* Miyabe et Takeda, п. обратнояйцевидный *P. obovata* Maxim. — лесные растения. В отличие от пиона молочноцветкового *P. lactiflora* Pall. они не встречаются в больших количествах, а лишь единичными экземплярами.

Следует взять под охрану раннецветущие декоративные виды: *Eranthis stellata* Maxim., все виды *Anemone* L., виды *Pulsatilla* Adans., *Adonis amurensis* Regel et Radde и, разумеется, виды *Corydalis*, *Gagea*, *Lloydia*, *Primula*. Эти растения встречаются в сравнительно больших количествах, хорошо размножаются семенами, а некоторые и вегетативно. Они образуют густые «островки», но, несмотря на это, численность их резко сокращается; одной из самых важных причин является антропогенный фактор. Хотя эти виды отлично приспособлены к местным условиям существования, выдерживают довольно большое загрязнение воздуха, но частые низовые пожары и беспорядочный массовый сбор цветков могут привести к их полному уничтожению.

Третья группа видов. Виды третьей группы пока не нуждаются в охранных мерах. Их ареалы обширны и численность велика.

Primula patens Turcz., *Iris kaempferi* Sieb., *I. laevigata* Fisch., *I. orientalis* Thunb., *I. uniflora* Pall., *Lilium pumilum* DC., *Hemerocallis dumortieri* Morr., *H. middendorffii* Trautv. et Mey., *H. minor* Mill., *Paeonia lactiflora* Pall., *Erigeron ocharai* (Nakai) Botsch., *Convallaria keiskei* Miq., *Papaver nudicaule* L. subsp. *amurense* N. Busch. Из перечисленных растений меньше всего страдают от низовых пожаров виды *Hemerocallis*. Все три этих вида почти не получают ожогов и отлично возобновляются на гарях.

Слабая база цветоводческих хозяйств приводит к тому, что население, из-за отсутствия цветов в магазинах, охотно покупает их на рынке. Список видов, используемых таким образом во Владивостоке, довольно велик: *Rhododendron mucronulatum* Turcz. продается с ранней весны до распускания цветков, *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim. и *Weigela praecox* (Lemoine) Bailey продаются во время цветения. Из травянистых растений весной особым спросом на рынке пользуются *Adonis amurensis* Regel et Radde, *Jeffersonia dubia* Benth. et Hook., *Eranthis stellata* Maxim., *Anemone amurensis* Kom. и другие виды *Anemone*, *Pulsatilla cernua* (Thunb.) Bercht. et Opiz и *P. chinensis* (Bunge) Regel, *Hylomecon vernalis* Maxim., *Corydalis ambigua* Cham. et Schlecht. и *C. buschii* Nakai. В июне на рынке можно встретить массу цветов: *Convallaria keiskei* Miq. в сочетании с *Asparagus schoberioides* Kunth или *A. oligoclonos* Maxim., различные виды *Cypripedium* L., *Paeonia lactiflora* Pall., *Iris orientalis* Thunb., *Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl. и *L. pumilum* DC., *Papaver nudicaule* L. subsp. *amurense* N. Busch.

Торговля дарами природы достигает своего апогея в июле: *Trollius chinensis* Bunge, *Iris laevigata* Fisch. и *I. kaempferi* Sieb., *Hemerocallis dumortieri* Morr., *Lilium buschianum* Lodd., *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. Последними на цветочном рынке появляются представители сем. *Compositae*. В общей сложности этот список превышает 30 видов.

В Литве и Эстонии, помимо полной охраны редких видов, установлен еще запрет на сбор и продажу декоративных растений (Эйларт, 1971). Вероятно, следует ходатайствовать об установлении такого запрета и на виды указанной нами первой группы декоративных растений Приморского края.

В последнее десятилетие участились случаи массового выкапывания живых красивоцветущих растений из естественных местообитаний приезжими ботаниками, сотрудниками институтов лекарственных растений и др. Это одна из причин быстрого сокращения численности всех видов *Cypripedium*, *Lilium*, *Iris*, *Fritillaria* и др.

По сравнению с европейской частью СССР Дальний Восток и Сибирь имеют гораздо более богатые ресурсы декоративных растений как по их видовому составу, так и по качеству. Луга пестреют различными красками — синими, фиолетовыми, красными, желто-оранжевыми, белыми. Сухие луга и склоны сопок покрываются морем цветов — бело-розовых пионов, красных лилий, синего платикодона и оранжевых цветков красоднева. Эти виды красивоцветущих растений наиболее распространены, и их численность велика.

В районах, прилегающих к городам, значительно сокращаются ценные декоративные виды. Уменьшается генофонд полезных растений, еще не включенных в программу изучения и освоения, а в ряде случаев происходит невосполнимое уменьшение сырьевых запасов ценных видов, имеющих большое хозяйственное, в частности растениеводческое, значение (Лавренко, 1971).

Нередко естественные смены растительности положительно влияют на расселение ценных видов, иногда же они этому не благоприятствуют (Куренцова, 1973). Таких примеров много. Так, в Хасанском районе наблюдается смена разнотравных луговых сообществ с большим набором декоративных видов на монодоминантные вейниковые луга. В зарослях *Calamagrostis langsdorffii* Trin. полностью отсутствуют лилии поникающая и Буша, ширококолокольчик, ирисы Блудова и одноцветковый, печеночница азиатская, скабиоза и т. д. В этих случаях для охраны перечисленных видов нужны срочные меры, заключающиеся в создании оптимальных условий для их роста, развития, размножения и определения способов поддержания фитоценоза на том или ином этапе развития (Колесников и др., 1974).

Особого внимания заслуживают пограничные местонахождения красивоцветущих видов, и это прежде всего касается растений Хасанского района. Создание на юге Приморского края заповедника будет способствовать сохранению естественных местообитаний декоративных видов, находящихся в крайних точках их ареала, таких как *Funkia lancifolia* Spreng., *Scilla japonica* (Thunb.) Baker, *Iris bloudowii* Ledeb., *Lilium cernuum* Kom., *Belamcanda chinensis* (L.) Leman и ряда других ценных видов.

Большое значение для успешной охраны растений имеет правильная и современная организация курсов лекций, экскурсий школьников и учащейся молодежи. Вероятно, следует ввести в обязательную школьную программу знакомство с интересными представителями местной флоры. Только таким путем можно привить у подрастающего поколения любовь и бережное отношение к родной природе.

Принципы охраны и рационального использования растительного покрова должны быть известны и понятны каждому советскому гражданину. В связи с этим возрастает пропагандистская роль ботанических садов. В ботанических садах необходимо создание экспозиций с естественной растительностью и с обязательной демонстрацией красивоцветущих видов — украшения нашей флоры.

Чтобы предотвратить исчезновение растений, необходимо выявить все виды, над которыми нависла угроза исчезновения. Не исключено, что без особых охранных мер некоторые виды красивоцветущих растений бесследно исчезнут из флоры Дальнего Востока. Еще сравнительно недавно под пологом дубово-широколиственных лесов на п-ове Муравьева-Амурского преобладали и создавали сплошной ковер ранневесенние эфемероиды. В настоящее время запасы этих видов значительно сократились. Нерегулируемый сбор красивоцветущих видов приводит к полному истреблению последних: нарушается семенное возобновление вида. Многие виды размножаются исключительно семенами (или же очень слабо и вегетативно). Массовое посещение лесов близ крупных городов приводит также к вытаптыванию травянистых растений.

При определении мер охраны необходимо учитывать ареал вида, его местообитания, встречаемость, происхождение. Особого внимания заслуживают виды, которые в силу биологических и экологических особенностей встречаются редко или находятся на границе своего ареала (Пчелкин, Раков, 1974).

В охране красивоцветущих видов большую роль должны играть региональные ботанические сады. Объем заготовок, сроки, способы и места сбора этих растений должны строго регулироваться, а сбор их в заказниках следует запретить. Перспективы использования представителей флоры Дальнего Востока в декоративных целях требуют их всестороннего изучения, что также входит в задачи ботанических садов.

ЛИТЕРАТУРА

Банников А. Г. (1972). «Красная книга» природы. Природа, 4. — Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Ворошилов В. Н., О. В. Даева, М. А. Евтюхова, Е. М. Егорова и др. (1961). Растения природной флоры СССР. Краткие итоги интродукции в главном Ботаническом саду АН СССР. — Галушко А. И. (1974). Ботанические объекты Центрального Кавказа, подлежащие охране. Бот. ж., 59, 5. — Колесников Б. П., А. М. Семенова-Тян-Шанская, М. М. Стойко, В. Н. Тихомиров. (1974). Актуальные вопросы охраны растительного мира. Бот. ж., 59, 10. — Куренцова Г. Э. (1968). Реликтовые растения Приморья. — Куренцова Г. Э. (1973). Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. — Лаасимер Л. Р., Х. А. Ребассоо. (1971). О научных основах организации охраны редких растений и растительных сообществ Эстонской ССР. В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. — Лавренко Е. М., А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1969). Программа-инструкция об организации охраны ботанических объектов. Бот. ж., 54, 8. — Лавренко Е. М. (1971). Об охране ботанических объектов в СССР. В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. — Полянская Г. Н. (1963). Законы об охране природы — новая форма природоохранительного законодательства. В кн.: Правовые вопросы охраны природы СССР. — Пчелкин Ю. А., Н. С. Раков. (1974). К вопросу об охране редких и исчезающих растений во флоре Ульяновской области. Бот. ж., 59, 7.— Рубцова В. В. (1972). Охране природных богатств — больше внимания. В кн.: Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства. — Соболевская К. А. (1973). Материалы к флорогенезу при интродукции растений природной флоры. В кн.: Перспективные полезные растения флоры Сибири. — Соболевская К. А., Л. П. Зубкус. (1972). Итоги и пути изучения дикорастущих декоративных растений Сибири и Дальнего Востока. В кн.: Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства. — Соколов В. С., И. Ф. Сацыперова, Г. М. Балабас. (1971). Научные основы использования и охраны полезных растений. В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. — Тихомиров В. Н. (1971). Некоторые основные принципы организации охраны растительных объектов. В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. — Харкевич С. С. (1971). Задачи Ботанических садов по охране редких видов растений. В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. — Цицин Н. В. (1973). Задачи ботанических садов в области охраны природы. Бюлл. Гл. Бот. сада, 84. — Цицин Н. В. (1974). Охрана растений и ботанические сады. Природа, 11. — Эйларт Я. Х. (1971). Принципы охраны ботанических объектов в Прибалтике. В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов.

Ботанический сад
ДВНЦ АН СССР,
г. Владивосток.

Получено 13 V 1975.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 (075)581.524.4

А. И. Толмачев. Введение в географию растений (лекции, читанные студентам Ленинградского университета в 1958—1971 гг.). Изд. ЛГУ, Л., 1974 : 1—274.

P. L. GORCHAKOVSKY. *A. I. TOLMATCHEV.* INTRODUCTION INTO THE GEOGRAPHY OF PLANTS (LECTIONS DELIVERED TO STUDENTS OF THE LENINGRAD UNIVERSITY DURING 1958—1971). 1974

Последние десятилетия ознаменовались бурным развитием ряда новых направлений в биологии (молекулярная биология, цитология, генетика, биогеоценология и др.). Перенос «фокуса концентрации» внимания, материальных средств и молодых научных кадров на эти направления привел к недооценке и незаслуженному забвению таких «классических» разделов ботаники, как систематика (таксономия) и география растений. Недооценка этих традиционных разделов, нередко пренебрежительно характеризуемых как «описательные», привела к значительному сокращению выпуска систематиков растений и фитогеографов в университетах (особенно за пределами Москвы и Ленинграда), катастрофическому накоплению в некоторых ботанических учреждениях необработанных гербарных материалов, отсутствию планомерных (в масштабе всей страны) работ по картированию ареалов растений, сокращению числа публикаций (особенно обобщающих) по вопросам ареалографии и исторической географии растений (симптоматична фактическая приостановка выпуска столь хорошо себя зарекомендовавших сборников, как «Ареал» и «Материалы по истории флоры и растительности СССР»). Если прежде (в связи с отсутствием соответствующих кафедр и специализаций в высших учебных заведениях) растущая потребность в кадрах геоботаников удовлетворялась частично за счет переквалификации специалистов, получивших подготовку по систематике растений, то теперь наблюдается обратный процесс: кадры систематиков растений и фитогеографов нередко комплектуются путем переподготовки геоботаников, агрономов, лесоведов и т. п., не получивших в высших учебных заведениях соответствующего образования. Между тем и таксономия, и география растений составляют фундамент знаний любого образованного биолога. Опасные последствия пренебрежения этими научными дисциплинами могут оказаться серьезным тормозом при осуществлении ряда важных научных исследований, в том числе и тех, которые будут проводиться в рамках Международной программы «Человек и биосфера».

В связи с этим возникает необходимость увеличения выпуска специалистов по систематике и географии растений в университетах, улучшения преподавания соответствующих научных дисциплин. География растений богата традициями, она опирается на идеи А. Гумбольдта, А. Декандоля, В. Л. Комарова, Н. И. Вавилова, М. Г. Попова и других выдающихся ученых; вместе с тем она впитала в себя ряд новых методов, обогатилась новыми направлениями и представляет собой вполне современную науку. Разработка проблем географии растений необходима для развития биологических исследований по всему их фронту, включая такие направления, как эволюция органического мира и охрана окружающей среды. Теперь, когда под влиянием растущего давления антропогенных факторов наблюдаются существенные изменения естественного растительного покрова, выпадение из состава флоры аборигенных видов и замена их пришлыми синантропными, знание закономерностей распространения растений по поверхности Земли представляет большую ценность для разработки мер по сохранению генофонда растительного мира, охране наиболее интересных местонахождений эндемичных и реликтовых растений, выбору эталонных участков, представляющих различные флоры.

В последнее время на русском языке по географии растений публиковалось мало обобщающих работ и ощущался явный недостаток в учебных руководствах, соответствующих современным требованиям. Этот пробел существенно восполняется рецензируемой книгой. Знаменательно, что эта книга была подготовлена на кафедре ботаники Ленинградского университета, которой длительное время заведовал В. Л. Комаров, сочетавший в себе выдающегося флориста-систематика и замечательного фитогеографа. Автор книги А. И. Толмачев — в какой-то мере преемник В. Л. Комарова на посту руководителя упомянутой кафедры — хорошо известен как флорист и фитогеограф, творчески развивающий оба эти направления научных исследований, талантливый лектор и популяризатор науки. При подготовке книги А. И. Толмачев опирался на большой личный опыт флористико-фитогеографических исследований в различных частях нашей страны и за рубежом, использовал опыт составления многотомной «Арктической флоры СССР», сопровождавшегося созданием карт ареалов. Его исследования по проблемам происхождения арктической, высокогорной и таежной флор, также основанные на большом фактическом материале по картированию и анализу ареалов растений, стали классическими.

Назвав свой курс «Введением», А. И. Толмачев хотел подчеркнуть, что свою задачу он видит в изложении общих принципов, методов и основных теоретических положений географии растений, а не в пересказе и обобщении всего большого фактического материала, накопленного этой наукой. Такой вводный цикл лекций должен предшествовать другим специальным курсам, в том числе — региональной фитогеографии.

Курс географии растений А. И. Толмачева состоит из десяти лекций, объединенных в две части. В первой части сформулировано понятие об ареале, характеризуются возникновение и развитие ареалов, дана их классификация, описывается методика сравнительного изучения ареалов растений. Вторая часть посвящена учению о флорах. Здесь речь идет о систематической структуре флоры, ее ботанико-географическом анализе, эндемизме, возрастном и формационном анализе флоры. Большое внимание уделено сравнительному изучению флор, формулируется предложенное автором понятие о конкретной (элементарной) флоре, излагаются принципы количественной характеристики флор, изучения их генезиса, классификации, флористического районирования поверхности земного шара. Работа завершается списком рекомендуемой основной вспомогательной литературы, указателем латинских наименований упомянутых таксонов.

Книга несет на себе отпечаток индивидуальности ее автора. Это находит отражение в безукоризненной логичности построения текста, отточенной четкости формулировок, широкой и всесторонней оценке рассматриваемых явлений, удачном подборе творчески переработанного фактического материала (главным образом из опыта автора или, в случае заимствований, проверенного и уточненного). Сам автор внес большой вклад в разработку многих излагаемых в книге проблем. Преобладающая часть иллюстраций оригинальна (это в равной степени относится как к картам ареалов, так и к фотоснимкам).

Критические замечания, возникающие при чтении книги, немногочисленны.

Основные крупные разделы книги (их 10) названы «лекциями». Но распределение курса на лекции зависит от количества часов, выделяемых для его прочтения (а оно неодинаково в разных высших учебных заведениях), от вкусов и интересов отдельных лекторов, от состава и будущей специализации слушателей. В этом случае, пожалуй, лучше бы сохранить традиционное название «главы».

Бросается в глаза разный стиль наименований глав-лекций: в первой части (уже публиковавшейся в 1962 г. под названием «Основы учения об ареалах») наименования разделов развернутые, громоздкие, включающие до 5—6 фраз, в то время как во второй части — краткие, лаконичные. По-видимому, нуждается в уточнении формулировка понятия «ареал», поскольку в предлагаемом автором варианте она допускает отнесение этого понятия к любой «группе растений». Создается впечатление, что в карту ареала *Asperula odorata* (рис. 31 на стр. 69) вкралась техническая ошибка: несколько местонахождений показаны около озера Балхаш в Казахстане, где условия среды совершенно неблагоприятны для произрастания этого вида (во «Флоре Казахстана» он упоминается лишь для Алтая и Джунгарского Алатау), и одно — на Западно-Сибирской низменности (бассейн р. Тавды), где, насколько мне известно, его никто еще не находил.

Цитируя иностранные литературные источники, автор в ряде случаев стремится приблизить русское написание упоминаемых имен к их оригинальному произношению, даже если приходится отступать от более распространенной у нас транскрипции (например, Blytt именуется Блютом, а не Блиттом). Но в других случаях он по непонятным причинам поступает как раз наоборот (например, Christ назван Христом, хотя следовало бы именовать его Кристом, американец Cain почему-то назван на французский манер Кэном, а не Кейном). Один и тот же автор (Meusel) именуется по-разному в разных главах книги (Мейзель на стр. 12, Мёйзель на стр. 42, хотя ни то, ни другое написание не соответствует произношению этого имени на немецком языке).

И, наконец, упрек в адрес издательства: качество бумаги невысокое, поэтому некоторые фотоиллюстрации получились тусклыми или слишком темными.

Новая книга А. И. Толмачева дает необходимые знания по географии растений, вводит в курс ее проблем, знакомит с основными методами исследований, приемами обработки фактических данных. Своему основному назначению — быть руководством для студентов высших учебных заведений — она отвечает полностью. Но поскольку в этой книге в концентрированной форме изложены основополагающие идеи учения о закономерностях распределения растений, содержится много интересных мыслей и методических рекомендаций, требующих дальнейшего развития и творческой разработки, она будет интересна и полезна для всех специалистов, работающих в области фитогеографии и смежных дисциплин. Появление книги несомненно будет способствовать привлечению новых сил к разработке проблем географии растений, а следовательно, будет содействовать прогрессу этой, казалось бы, столь древней, но вечно молодой науки.

П. Л. Горчаковский.

Институт экологии растений
и животных УНЦ АН СССР,
Свердловск.

Получено 4 III 1975.

УДК 019.941 : 002.01 (075)633.2.03

Т. А. Работнов. Луговедение. М., Изд. Моск. унив., 1974 : 1—384. 1 р. 23 к.

B. M. MIRKIN, E. P. MATVEYEVA. *T. A. RABOTNOV.*
GRASSLAND SCIENCE. 1974

Курс «Луговедение» стал почти обязательным элементом программы подготовки студента-ботаника в университете. Однако чтение курса в последние годы становилось все более затруднительным, так как учебник А. П. Шенникова «Луговедение», опубликованный в 1941 г., уже давно стал библиографической редкостью. Кроме того, этот учебник ныне устарел и материалы по ряду разделов курса приходилось черпать в многочисленных публикациях. При этом, если говорить о новой литературе по луговедению, опубликованной за последние двадцать лет в нашей стране, то бесспорно именно перу Т. А. Работнова принадлежит ее наиболее ценная часть. Разработка ряда теоретических вопросов — флуктуационная изменчивость, возрастной состав популяций, фитоценотипы, биологическое своеобразие луговых растений, консорционная структура лугов, фитоценотический эффект минеральных удобрений, — все это не только вклад в луговедение, но и одна из ярких страниц развития общей теории фитоценологии. Кроме большого числа оригинальных теоретических разработок, Работнов обогатил советскую литературу рядом глубоких по содержанию обзоров зарубежной литературы, часть которой малодоступна читателю, особенно работающему вне столицы. Поэтому вполне понятен тот интерес, который геоботаники и луговеды проявили к новой книге Работнова, являющейся логическим этапом его плодотворной деятельности на поприще теории луговедения и геоботаники.

Книга Т. А. Работнова — учебник, утвержденный Министерством высшего и среднего специального образования СССР, однако учебник по так называемому специальному курсу, которым завершается процесс формирования молодого специалиста. По установившейся университетской традиции состав спецкурсов и их структура сильно варьируют на разных кафедрах и отражают научный профиль. Учебник по спецкурсу менее всего пригоден для того, чтобы его *учили*. Уже по природе своей он должен быть оригинальной научной монографией, которая требует глубокого и вдумчивого *изучения*, причем не только студентом, но и аспирантом и специалистом, давно оставившим учебную скамью. Если оценивать книгу Работнова с этой точки зрения, то она заслуживает самой высокой оценки. Каждая ее страница буквально «напитана» вопросами теории луговедения как части фитоценологии.

Структура монографии Т. А. Работнова (так все же правильнее называть эту книгу) отличается от ранее упомянутого «Луговедения» А. П. Шенникова. Она фактически охватывает лишь часть его программы. Основное внимание уделено общей фитоценологии лугового сообщества и биологии луговых растений, а вопросы классификации и географии лугов отсутствуют; нет и обычно завершающей курс луговедения главы «Основы луговодства». Во Введении Работнов пишет, что вопросы географии лугов должны послужить темой специальной книги о типах лугов. Поскольку программа специального курса, как уже отмечалось, отражает научный профиль лектора, такого рода сужение объема при углублении содержания вполне допустимо.

В книге 9 глав. 1-я глава «Что считать лугом». Соглашаясь с общей концепцией Работнова (трактовка понятия мезофит только в отношении растений к фактору увлажнения) и его критикой критерия обязательности «злаковости—злаковидности» луга, можно оспаривать правомочность широкой трактовки луга, в чем автор следует А. П. Шенникову и Л. Г. Раменскому, которые включили в этот тип растительности и часть степей и часть болот. Границы не заложены в природе, и обосновать их можно только путем соглашения; с нашей точки зрения, логичнее относить к лугам как сообществам многолетних травянистых мезофитов именно мезофитные группировки, а не фитоценозы гигрофильных осок или разнотравных степей.

2-я глава «Происхождение лугов» представляет большой интерес благодаря широкому обсуждению причин возникновения первичных лугов. Работнов показывает, что такие сообщества формируются как первые стадии сукцессий или в тех условиях, когда экотопические условия препятствуют развитию древесных доминантов.

3-я глава «Луга как биогеоценозы» посвящена трактовке луга как биокосной системы, основной единицей которой является консорция. Показано место человека как основного консорта, играющего роль агента по передаче фитомассы прямому консументу-фитофагу — скоту.

4-я глава «Косные компоненты луговых биогеоценозов» содержит в основном краткую характеристику источников воды для питания луговых биогеоценозов, а также их аэротопов.

5-я глава «Автотрофные компоненты луговых биогеоценозов» в отличие от первых четырех — большая и занимает свыше 100 страниц такста, являясь полной сводкой по биологии и экологии луговых растений. Круг вопросов, обсуждаемых в этой главе, столь широк, что в краткой рецензии придется ограничиться в основном лишь перечнем разделов. Рассматривая травы, Работнов приводит сведения по их флористическому составу, длительности жизни, типам луговых растений по способам размножения, по ритмике сезонной вегетации, побегообразования, массы надземных органов, по приросту урожая и обеспеченности запасными веществами; отавности, перезимовыванию луговых растений, способам питания.

Особый интерес представляют вводные замечания раздела «Экологические свойства луговых растений», где автор обсуждает вопрос об экологической индивидуальности растений и об экологическом и фитоценотическом оптимуме видов. Новым для теории фитоценологии является проблема соотношения границ экологического (потенциального) и фитоценотического (актуального) ареалов. Приведенный пример произрастания в условиях культуры канареечника тростниковидного на суходольных лугах (фитоценотический ареал не выходит за границы низинных лугов) весьма убедителен и нагляден. Далее следуют разделы, показывающие отношение луговых растений к экологическим факторам — воде, элементам минерального питания, воздуху, актуальной реакции почвы, легкорастворимым солям, температуре, свету. Привлекает последовательное проведение Работновым положения Раменского о возможности частичного взаимного замещения факторов среды, что позволяет оценивать экотоп не как сумму разрозненных компонентов, а как систему, некий интеграл, связанный с луговым фитоценозом сложной системой прямых и обратных связей.

Прочие автотрофные компоненты — кустарники и деревья, мхи, водоросли, лишайники — рассмотрены более конспективно, что соответствует второстепенной роли, которую они играют в энергетике лугового биогеоценоза.

6-я глава «Гетеротрофные компоненты луговых биогеоценозов» — грибы, бактерии, животные (дождевые черви, энхитреиды, моллюски, нематоды, простейшие, насекомые, грызуны, кроты).

7-я глава «Организация луговых фитоценозов» наиболее насыщена положениями теории фитоценологии. Рассматривая взаимные отношения растений в луговых сообществах, Работнов основное внимание уделяет конкуренции и весьма скептически относится к аллелопатии, особенно к эккрисодинамии — взаимовлиянию через посредство выделений живых тканей растений.

При рассмотрении флористического состава фитоценозов предлагаются новые понятия — *флористическая емкость экотопа* и *флористическая емкость фитоценоза*. Полезно для фитоценологии и новое понятие *футурт* для обозначения видов, индицирующих следующие стадии сукцессий. Кратко изложены разделы «Флористическая полночленность и неполночленность луговых фитоценозов» и «Биоэкологические спектры компонентов луговых фитоценозов».

Хорошо известные геоботаникам положения Работнова о возрастной структуре ценотических популяций в этой главе хорошо и последовательно описаны. Подробно охарактеризованы возрастные группы — жизнеспособные семена, виргинильные особи (всходы, ювенильные, имматурные), взрослые, генеративные (молодые и средневозрастные). В заключение дается определение основных типов ценопопуляций по возрастному составу (инвазионные, нормальные, регрессивные).

Сложнейший вопрос о доминантах луговых сообществ трактуется Работновым творчески, без всяких попыток проведения аналогий между обильными видами лугов и доминантами бореальных лесов, что нередко имеет место в нашей литературе. Различаются доминанты устойчивые и неустойчивые (циклические, эпизодические, эксплеренты). Акцентируется внимание на полидоминантности луговых сообществ и сравнительно слабых средообразующих эффектах луговых доминантов. Обсуждая эти вопросы, автор как бы предваряет постановку вопроса о классификации луговых сообществ. Действительно, если подавляющее большинство доминантов луговых ценозов относится к неустойчивым, ущербность «доминантной» классификации лугов становится вполне очевидной. Не менее интересно разработан Работновым вопрос о фитоценотипах с приведением оригинальной системы видовых ценотипов из 11 категорий. Можно лишь возразить по поводу использования термина «детерминант», который Работнов понимает по В. Н. Сукачеву. Раменский обозначал этим понятием виды-индикаторы условий среды обычно при встрече их у границ экологического ареала. Это понятие со временем стали противопоставлять доминантам, причем такое понимание термина Раменского прижилось и нашло отражение в работах многих исследователей, в том числе В. Д. Александровой, П. Д. Ярошенко и др. Однако выяснилось, что ранее Раменского Сукачев использовал этот же термин как синоним эдификатора, хотя, однажды употребив его, более к нему не возвращался. В этой ситуации целесообразно в виде исключения отойти от приоритетной трактовки понятия детерминант по Сукачеву и использовать его в понимании Раменского.

В этой же главе обсуждаются вопросы структуры луговых фитоценозов (участие отдельных органов растений в сложении луговых травостоев, объем массы надземных органов в луговых фитоценозах, вертикальное распределение листовой поверхности в луговых травостоях, листовая поверхность лугового ценоза и урожай, структура подземной части, соотношение массы надземных и подземных органов, вертикальное распределение массы подземных органов, поверхность соприкосновения подземных органов луговых растений). Интересна классификация луговых трав по динамике надземной массы в течение вегетационного периода. Утверждение Работнова об отсутствии в луговом фитоценозе и надземной и подземной ярусности правильное; как и в тропическом лесу, мы в этом случае встречаем один из вариантов вертикальной непрерывности. В то же время автор, быть может, противоречит себе, когда, отвергая ярусы, допускает деление травостоя на биогеоценотические горизонты.

Глава завершается рассмотрением горизонтальной структуры фитоценозов (мозаичности). Классификацию из трех типов мозаичности по Раменскому (экологическая, фитоценотическая, эпизодическая) Работнов расширяет до шести типов (эпизодическая, экотопическая, фитогенная, клоновая, зоогенная, антропогенная). Очевидно, целесообразно пойти по пути составления двуступенчатой системы и фитогенную и клоновую подчинить фитоценотической мозаичности, а экотопическую, зоогенную и антропогенную — экологической.

В 8-й главе рассмотрены вопросы динамики луговой растительности. Она открывается обсуждением сезонной изменчивости луговых сообществ, далее следуют описание флуктуаций, сукцессий и раздел «Изменение численности особей при флуктуациях и сукцессиях на лугах». Описываются смена аспектов, сезонные изменения продуктивности, изменение соотношения компонентов вследствие разной ритмики сезонного развития. Вновь приводится уже распространившаяся среди отечественных и зарубежных ботаников классификация флуктуаций по фактору, их вызывающему (экотопические, фитоциклические, зоогенные, фитопаразитогенные, антропогенные), и по длительности (скрытые, осцилляторные, осцилляторно-циклические, дигрессионно-демутационные). Автор обращается к вопросам классификации и подчеркивает: «Во избежание неправильной трактовки „флуктуационных состояний“ луговых фитоценозов как особых типов (ассоциаций) необходимо как более углубленное изучение экотопа. . ., так и растительности».

При рассмотрении сукцессий Работнов много внимания уделяет сингенезу и эндоэкогенезу, но, пожалуй, излишне лаконичен при характеристике экзоэкогенеза, который в соответствии с классификацией Сукачева целесообразно подразделять на гологенез и гейтогенез. В заключающем главу разделе приведены данные (преимущественно оригинальные), которые показывают динамику возрастных состояний луговых видов при обратимых и необратимых изменениях фитоценозов.

«Влияние на луговые биогеоценозы хозяйственной деятельности человека» — завершающая глава книги, где обсуждается круг вопросов, частью близких разделу «Экологические свойства луговых растений» главы 5, частью — главе 8, где вскользь рассмотрены антропогенные факторы флюктуаций, сезонной изменчивости и сукцессий. Однако повторное концентрирование внимания на вопросах, связанных с влиянием характера использования на луговые фитоценозы, вполне логично, так как в подавляющем большинстве случаев луга синантропны и их современное состояние определяется характером использования. Автором книги приведены интересные данные, которые позволяют видеть, сколь многочисленны каналы воздействия на травостои системы использования и как важно правильно управлять ими для поддержания оптимального состояния угодья.

Книга Т. А. Работнова посвящена памяти выдающихся исследователей лугов СССР Л. Г. Раменского и А. П. Шенникова, которые, как известно, горячо полемизировали по самым актуальным вопросам луговедения и фитоценологии. У каждой из спорящих сторон были свои аргументы и контраргументы, и, быть может, именно в результате этих споров возник тот высокий уровень советского луговедения, который отражает новая книга Т. А. Работнова.

Б. М. Миркин.

Башкирский
государственный университет,
Уфа.

Получено 3 I 1975.

Выход в свет учебника «Луговедение» Т. А. Работнова — давно ожидаемое отрадное событие. Единственный учебник «Луговедение» А. П. Шенникова (1941) давно стал библиографической редкостью.

Т. А. Работнов отдает должное этому капитальному труду, не потерявшему своего значения до настоящего времени, и отмечает, что книга Шенникова служила для него примером. Однако учебник Работнова — это не модернизированная копия книги Шенникова, а совершенно самостоятельное произведение со своими подходами и интерпретацией обсуждаемых вопросов.

Отмечая большую ценность этой книги, считаем нужным одновременно высказать некоторые замечания.

Глава I книги Работнова «Что считать лугом» содержит краткий обзор дискуссий по этому вопросу. В ней дано определение луга, основанное на трактовке этого понятия А. П. Шенниковым и Л. Г. Раменским, дополненное автором нового учебника. Работнов пишет: «Под лугами можно понимать биогеоценозы, растительность которых представлена травяными сообществами с более или менее сомкнутым травостоем, образованным в основном многолетними мезофильными (т. е. растениями среднего водного довольствия), а иногда и гигрофильными травами, имеющими зимний перерыв (или резкое снижение) в вегетации, нормально вегетирующими без летней депрессии; с почвами различного увлажнения (от сухих до сырых), различной переменности увлажнения (от высокообеспеченного до резко переменного), различного богатства (от бедных до богатых) и с неодинаковым содержанием легкорастворимых солей (от пресных до средне засоленных)» (стр. 14).

Соглашаясь в целом с предложенной трактовкой понятия «луг», нельзя не отметить, что включение в нее слов «а иногда и гигрофильными травами» противоречит остальному содержанию. В луговые сообщества могут входить гигрофильные травы, но если они составляют их «в основном», то это уже не луговые сообщества мезофитов (со всеми их переходными типами), а сообщества гигрофитов. И, нам думается, плавни и травяные болота нельзя относить к лугам, как допускает автор, хотя некоторые сообщества гигрофитов, находящиеся на грани перехода в мезофильные, со значительным участием мезофитов, можно относить к лугам. Нельзя также согласиться с мнением автора, что разнотравные группировки — «все это кратковременные образования» (стр. 9). Существует огромное разнообразие природных разнотравных лугов и лугов с преобладанием бобовых чрезвычайно устойчивой структуры, сформировавшихся не под влиянием антропогенных факторов, а спонтанно, эколого-биологическая сущность которых соответствует природным условиям. В частности, сообщества (а не заросли, как считает автор) таволги вязолистной и купальницы европейской (не говоря уже о горных купальницах — азиатской и алтайской, геранях, манжетках и др.) вовсе не случайные антропогенные образования, а луговые сообщества, достаточно устойчивые в определенных экологических условиях и заслуживающие своего места в классификации лугов. Далее между прочим, автор пишет: «. . нельзя считать правильным принцип выделения типов растительности (не только травяной), используя как основу систематическую принадлежность доминирующих видов». В этой главе вопросы классификации (типологии) не рассматриваются, а простое утверждение без анализа различных мнений по этому вопросу является субъективным и в учебнике недопустимо. Вслед за В. Н. Сукачевым и А. П. Шенниковым подавляющее большинство фитоценологов придерживаются противоположной точки зрения, используя при классификации как основу именно «систематическую принадлежность доминирующих видов» (и не только доминирующих). Существуют и другие школы (флористическая и фитотопологическая), принципы которых должны рассматриваться и оцениваться в учебнике.

В главах II—VI (стр. 15—151) луга рассматриваются как биогеоценозы, в соответствии с чем характеризуются как косные компоненты, так и автотрофные и гетеротрофные организмы в их взаимодействии. В них особенно глубоко вскрыта подземная жизнь луговых биогеоценозов, что с такой полнотой делается впервые.

При освещении вопросов организации луговых сообществ большое внимание уделено численности особей и ценопопуляций, соотношению компонентов, конкурентной способности разных видов и борьбе за факторы жизни. Все положения автора иллюстрируются данными исследований в природных условиях и опытах.

Глубоко и интересно рассмотрены вопросы динамики растительного покрова во всем многообразии ее форм в связи с жизнедеятельностью и развитием травостоя и в тесной взаимосвязи с другими компонентами луговых биогеоценозов и антропогенными факторами. Особое внимание уделено сенокошению и выпасу на лугах. Однако замечание на стр. 349 о том, что в Англии на пастбищах в результате длительного нерегулируемого выпаса разросся белоус — вызывает недоумение. А. П. Шенников утверждал, что при интенсивном выпасе это растение постепенно снижает свое обилие и выпадает из травостоя. Не наблюдается теперь его разрастание на пастбищах Советской Прибалтики и Северо-Запада СССР. Распространение белоуса связано с сильным обеднением и кислотностью почв и особенно характерно для старовозрастных сенокосов. Белоусники Англии также распространены на бедных не окультуренных почвах, «вышедших» из-под леса (в результате вырубки) и верещатников. Непонятно, почему щучка дернистая отнесена к растениям, умеренно устойчивым к вытаптыванию (стр. 353), когда известно, что она очень вынослива к этому фактору и катастрофически разрастается на интенсивно используемых, даже культурных пастбищах. Нельзя согласиться и с тем, что овсяница луговая и ежа сборная устойчивы к вытаптыванию. В условиях огромной территории Советской Прибалтики и Северо-Запада СССР повсеместно наблюдается выпадение овсяницы луговой на пастбищах даже при сравнительно слабом выпасе. При этом вначале она замещается гребенником, а затем устойчиво — щучкой (Матвеева, 1953, 1967). Ежа сборная устойчива на пастбищах только при умеренном выпасе, на хорошо дренированных, богатых азотом почвах.

В отличие от «Луговедения» А. П. Шенникова настоящий учебник имеет довольно большой список использованной литературы (209 отечественных и 80 иностранных работ). Это повышает ценность книги, так как дает читателю широкую возможность более детально ознакомиться с рядом вопросов.

В рецензируемой книге имеется «Указатель названий сосудистых растений, упомянутых в тексте». Это также следует оценить положительно. Не загружая основной текст латинскими названиями растений, автор дает возможность читателю ознакомиться с ними по указателю, составленному в русском алфавите.

Заканчивая знакомство с учебником луговедения Т. А. Работнова, невольно хочется выразить сожаление, что в нем отсутствуют ботанико-географический очерк лугов СССР и их классификация. В предисловии по поводу классификации автор сообщает, что он оставил этот вопрос до следующей книги, вероятно подразумевая, что одновременно будет рассмотрено и географическое распространение разных типов лугов по территории страны. Но эти вопросы так актуальны, взаимосвязаны с рассмотренными проблемами и так волнуют учащихся и научную общественность, что откладывать их рассмотрение на неопределенное будущее не следовало. Вместе с тем нельзя и без рассмотрения вопросов классификации во всем их объеме отрицательно отзываться о принципах классификации по доминирующим видам, как это сделано автором на стр. 9. То, что автор является противником этого принципа, прослеживается на всем протяжении книги. Особенно это выступает при рассмотрении вопросов динамики луговой растительности; всемерно подчеркивается динамичность растительного покрова лугов, но приводится очень мало сведений об его относительной устойчивости и закономерной демутации растительных сообществ, близких к исходным. А этому способствуют именно доминирующие виды растений, так как при прочих равных условиях при большой численности и разнообразии состава популяций они имеют возможность восстановить свое господство. Они же в основном определяют продуктивность, химический состав и кормовую ценность луговых сообществ.

Несмотря на ряд сделанных нами замечаний, «Луговедение» Т. А. Работнова оставляет в целом очень хорошее впечатление. Оно глубоко и разносторонне, насколько позволяет объем учебника, освещает все затронутые вопросы на биогеоценотическом уровне и показывает тесную зависимость луговых сообществ от антропогенных факторов. Прекрасно зная не только луговедение, но и луговодство, автор попутно дает и ценные рекомендации по использованию и улучшению сенокосов и пастбищ. Остается пожелать, чтобы автор возможно скорее написал и опубликовал книгу о географии и классификации (типологии) лугов СССР, столь необходимую широкому кругу луговедов и особенно тем, кто изучает и картирует растительный покров естественных лугов.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 I 1975.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.287.238 (571.63)

Л. Н. Васильева. Агариковые шляпочные грибы (пор. Agaricales) Приморского края. Изд. «Наука». Л., 1973 : 1—328. Тираж 1350 экз. Цена 3 р. 40 к.

B. P. VASSILKOV. *L. N. VASILYEVA.* AGARICAL PILEATE MUSHROOMS (*AGARICALES*) OF THE PRIMORIE REGION. 1973

Вышла в свет книга известного специалиста по агариковым грибам Л. Н. Васильевой. Книга состоит из двух разделов: общей части, посвященной морфологии, систематике, экологии, ценологии, значению грибов в природе и в жизни человека, и специальной части — флористико-систематическому обзору грибов Приморского края· Оба раздела интересны. Первый представляет собой обобщение литературных данных, дополненное наблюдениями самого автора. Второй раздел посвящен флоре грибов, произрастающих в Приморском крае, очень интересном в природном отношении, к тому же ранее почти не затронутом исследованиями агарикологов.

Васильева много лет изучала грибы Приморского края и некоторых соседних с ним районов, так что всесторонние знания о них мы получаем из этой книги впервые и из первых рук. Всего в специальной части описано 802 вида грибов, из которых 164 ранее для СССР не отмечались, а 12 — описаны как новые для науки.

Высоко оценивая рецензируемую книгу, нельзя, вместе с тем, не отметить ряд досадных недочетов. Прежде всего в ней почему-то оказались не использованными и не цитируются некоторые новые труды по агариковым грибам, хотя значительное число их появилось в Советском Союзе именно в последние 10—15 лет. Так, например, на стр. 33 отмечено, что гриб *Laccaria laccata*, по исследованиям зарубежных микологов, является микоризообразователем сосны, однако у нас это было убедительно доказано В. И. Шубиным в 1964 г. — не только для сосны, но и для ряда других древесных пород — лиственницы, кедра, березы и дуба, а первые указания об образовании микоризы у дуба были сообщены в работе Ю. В. Адо еще в 1954 г. На стр. 51 рецензируемой книги сказано, что не установлено образование микориз видами рода *Inocybe*, но это доказано М. Я. Зеровой (1953, 1956) путем наблюдений в природе и экспериментально.

При ссылках на работы, подтверждающие те или иные положения, в ряде случаев указан не первый автор, обнаруживший и объяснивший определенное явление, а последующий, который лишь повторно об этом упоминает. Так, например, на стр. 22 со ссылкой на работу Зингера (Singer) 1962 года [1] сообщается, что едкий вкус млечников обусловлен наличием у них смолистых веществ, но это было доказано еще исследованиями Будье (Boudier, 1866); там же сведения о биологически активных веществах бледной поганки и красного мухомора даны со ссылкой на обобщающую работу А. Н. Шивриной (1965), а не на авторов, впервые обнаруживших эти вещества; на стр. 41 отмечено, что ареалы агариковых грибов, как и ареалы мхов, обычно соответствуют не видам, а родам семенных растений, и указана работа А. С. Лазаренко 1939 года, хотя об этом было известно ранее из работы Герцога (Herzog, 1926).

---

[1] В нашем списке литературы не приведены работы, которые мы цитируем по рецензируемой книге Л. Н. Васильевой.

В книге в ряде случаев как-то странно расположен материал. Экологические данные о грибах приведены в трех местах, в главах «Экология и ценология» (стр. 30), «Обзор агариковых грибов» (стр. 45) и «Значение агариковых грибов» (стр. 54), а сведения по систематике и географии помещены в главе «Обзор агариковых грибов Приморского края» и в разделе «Специальная часть».

Касаясь проблемы вида, автор сначала сообщает, что работ о виде агариковых грибов очень немного; из зарубежных отмечены всего три статьи французского миколога Имлера и глава из книги французского же миколога Жильбера (все они появились до 1947 г.). Но это не так. Их значительно больше, в частности здесь можно указать на обширную статью Романьези (Romagnesi, 1948), появившуюся уже через год после указанных.

Из внутривидовых таксонов у полиморфных видов в книге предлагается выделять только подвид и форму (стр. 25), причем о подвиде ни раньше, ни после этого вообще не упоминается; что же касается формы, то после рекомендации избегать бесполезного образования новых названий автор делает странное обобщение: «Многочисленные новые формы с латинскими диагнозами и фамилией автора — тоже новые имена, которых необходимо избегать» (стр. 35). — Отмечено, что у белого гриба установлено 5 форм, но кем они установлены и какие, не сказано. Вместе с тем в списке литературы приведена книга Б. П. Василькова «Белый гриб», опубликованная в 1966 г., в которой у белого гриба описано 18 форм. О березовой форме данного вида (стр. 24) сказано, что она произрастает в сырых пониженных местах на песчаной почве, но это неверно.

Указано, что березовик розовеющий *Leccinum oxydabile* (стр. 26) произрастает с березой и осиной, однако с осиной он не растет.

Для характеристики жизненных форм у агариковых грибов применена классификация Раункиера; но в данном случае эта классификация не пригодна, поскольку она разработана для высших растений и основана на расположении почек возобновления, которых у грибов нет.

На стр. 27 имеется противоречивое заключение о влиянии ветра на расселение агариковых грибов, а именно, что споры их могли бы облететь весь земной шар и что анемохория имеет значение только при переносе спор на небольшие расстояния.

Сообщается, что заражение корешков «микоризой» может происходить при помощи спор, принесенных воздухом, и от других корешков (стр. 31), но не указан главный источник заражения — почва, в которой произрастают грибы; при этом растение заражается, конечно, не «микоризой», а микоризным грибом или грибами.

На стр. 36 приводятся данные некоторых зарубежных авторов о том, что большинство грибов встречается там, где почва покрыта скудной растительностью, состоящей из мхов и лишайников, или же она голая. Однако это справедливо лишь до известного предела, так как на голой почве грибов обычно тоже очень мало.

При перечислении животных, питающихся грибами (стр. 37), отмечены белки, олени, птицы и насекомые вообще, но о самых главных потребителях грибов, питающихся только ими, а именно о личинках насекомых, не сказано ничего. Не сказано и об эндохории спор у грибов, их распространении личинками насекомых; в связи с этим не отмечена и столь важная по данному вопросу работа, как статья В. Я. Частухина, опубликованная еще в 1932 г.

На стр. 52 сообщается, что бриофилы растут на замшелых почвах и древесине, хотя они обитают на самих мхах. — На стр. 62 сказано, что продолжительность жизни карпофоров агариковых грибов из рода *Lactarius* (к которому принадлежат грузди, рыжики, волнушки и другие грибы) достигает 4—5 недель, что не соответствует действительности.

Общее число видов грибов в СССР, указанное в табл. 6 и 7, различно — 1850 и 1852. В эти числа включены 802 вида грибов Приморья, собранных Васильевой и другими коллекторами, но почему-то не включено более 60 видов, собранных М. М. Назаровой на горе Хуалаза Приморского края (Назарова, 1968).

Из недочетов «Специальной части» можно отметить, что описания родов грибов не вполне унифицированы. Обычно, но не всегда (*Lepiota*: 113 и др.) они начинаются с объяснения происхождения латинского названия, иногда — с указания, чем данный род отличается от другого, близкого, или описание вообще отсутствует (*Pseudoclitocybe*: 125; *Rhodotus*: 11, и др.). — Автор не везде следует правилам международной ботанической номенклатуры. Например, на стр. 10 отмечено, что в основной для номенклатуры агариковых грибов книге «Systema mycologicum» (Fries, 1821) выделяются подроды грибов, хотя там выделяются не подроды, а трибы. — Грибы и цветковые растения квалифицированы как типы растений, а не отделы (divisio), как следовало бы в соответствии с Международным Кодексом. — На стр. 205 приведено название подрода *Pholiota* Sing., но поскольку это типовой подрод рода *Pholiota* Kumm., его следует писать без фамилии автора. — При подразделении рода *Cortinarius* Fr. на подроды (стр. 230 и далее) исчезло название типового подрода *Cortinarius*, он назван *Inoloma*. — На стр. 214 типовой подрод рода *Inocybe* Fr. назван *Eu-Inocybe* Lange, но приставка «Eu» здесь недопустима, так же, как и фамилия автора. — Видовые эпитеты, происшедшие от собственных мужских имен, написаны то с большой буквы, то с маленькой, а окончания — то с одним i, то с двумя: *Lepiota Morgani* (стр. 37), *Betula Ermanii* (стр. 39), *Mycena Lohwagii* (стр. 52), *Inocybe bongardi* (стр. 214), хотя в приведенных случаях рекомендуется писать их с маленькой буквы и на конце с двумя i. — При описании новых видов обычно не указывается родство (affinitas) с наиболее близкими или сходными видами (стр. 85, 93, 109, 131, 149, 181). — После названия новых видов не указывается фамилия автора (стр. 85, 93, 109, 132), а формула «sp. nov.» приводится по несколько раз (например, стр. 44), хотя ее достаточно указать лишь однажды, при первом описании нового вида после его названия и фамилии автора. — На стр. 112 описан новый вид *Rhodocybe ulmi* L. Vass., который был дважды описан в 1971 г. под названиями *Rhodocybe xylophila* Vassilk. и *Omphalina lilaceorosea* Svr. et Kub.

Русская ботаническая номенклатура агариковых грибов, к сожалению, до настоящего времени еще не разработана должным образом, что хорошо видно и из рецензируемой книги. — Большинство русских названий родов грибов представляют собой транскрипцию их латинских названий, например, *Crepidotus* — крепидотус, *Boletus* — болетус; русские названия семейств образованы от названий типовых родов; например, гигрофоровые от гигрофорус, крепидотовые — от крепидотус. Но поскольку транскрипция родовых названий мужского рода произведена без усечения латинских окончаний (например, *Hygrophorus* и по-русски гигрофорус, а не гигрофор), то и производные от этих слов — названия семейств — следовало бы писать без усечения окончаний: гигрофорусовые, а не гигрофоровые, крепидотусовые, а не крепидотовые. С другой стороны, если семейство называется «крепидотовые», то и род должен быть назван крепидот (а не крепидотус) и соответственно — гигрофор, а не гигрофорус. — Среди латинских (заимствованных с греческого) названий родов имеются такие, как *Hydrocybe*, *Rhodocybe*, которые по-латыни женского рода. Автор рецензируемой книги и в русской транскрипции отнесла их к женскому роду, в результате чего получились такие «русские» названия видов, как: «Гигроцибе пунцовая», «Родоцибе рыжая» и т. д. В таких случаях и родовые названия, казалось бы, надо тоже переводить, а не транслитерировать. — Иногда видовые эпитеты на русский язык переведены несколькими словами, что по аналогии с соответствующим правилом международной ботанической номенклатуры в данных случаях нежелательно, например: «Гигроцибе коническая, чернеющая» (стр. 77), «Калоцибе цвета воска» (стр. 100), «Удемансиелла, белый, слизистый опенок» (стр. 125). Вместе с тем Васильева почему-то не приняла удобные и уже употреблявшиеся в русской литературе названия — говорушка для *Clitocybe*, негниючник для *Marasmius*, ложноопенок для *Naematoloma*, предпочтя им транскрибированные — клитоцибе, марасмиус и нематолома. — Очень неудачны видовые эпитеты и определяющие слова в ключах и в описаниях грибов, например такие, как семговая (стр. 68), соломенная (стр. 85), ореховая (стр. 279), медовая (стр. 102, 148), кирпичная (стр. 184), вместо семгово-розовая, соломенно-желтая и т. д., поскольку здесь идет речь об окраске.

Мы полагаем, что во избежание отмеченных выше или подобных недоразумений микологам следовало бы иметь соответствующие правила русской ботанической номенклатуры, которыми и надо будет руководствоваться в таких случаях; сами же правила должны быть разработаны и утверждены специальной комиссией, составленной из ботаников и лингвистов — специалистов по русскому и латинскому языкам.

Ниже укажем еще несколько мелких недочетов, замеченных в книге. — На стр. 53 листья папоротника названы ваи вместо вайи. — Греческое слово phyllon на русский язык переводится то как пластинка (стр. 94), то как лист (стр. 98). — *Russula blackfordiae* (стр. 290) в переводе названа сыроежкой Блэкфорда, хотя латинское окончание видового эпитета говорит о том, что оно происходит от фамилии женщины, и, следовательно, не склоняется по падежам; надо писать «сыроежка Блэкфорд». — Наконец, нельзя не отметить, что наудачно само название книги: «Агариковые шляпочные грибы. . .», как будто имеются еще агариковые не шляпочные!

В заключение следует сказать, что, несмотря на указанные недочеты, книга Л. Н. Васильевой (как отмечено вначале) представляет большой интерес для специалистов-агарикологов, а также для микологов других специальностей и для всех лиц, интересующихся грибами. Несомненно, каждый из них пожелает иметь ее на своей книжной полке, и только малый тираж, всего 1350 экземпляров, может послужить этому препятствием.

ЛИТЕРАТУРА

Адо Ю. В. (1954). Микоризообразователи древесных пород. Тр. Архангельск. лесотехн. инст., 14. — Зерова М. Я. (1953). *Inocybe serotina* Pcck — микоризный симбионт шелюги (*Salix acutifolia* Willd.). Бот. ж. УРСР, 10, 2. — Зерова М. Я. (1966). *Inocybe boltonii* Heim var. *ionipes* Boud. (*J. ionipes* Boud.) — микоризный симбионт дуба (*Quercus robur* L.) и тополя черного (*Populus nigra* L.) Бот. ж. УРСР, 23, 5. — Назарова М. М. (1968). Грибы макромицеты в основных типах леса южного Приморья. Автореф. канд. дисс. — Частухин В. Я. (1932). Биологическое значение плодовых тел шляпочных грибов. Бот. ж., 17, 2. — Шубин В. И. (1964). Наблюдения за распространением *Laccaria laccata* (Fr.) Cooke. Бот. ж., 49, 9. — Boudier E. (1856). Les champignons au point de vue de leurs caratères usuels, chimiques et toxicologiques. — Herzog Th. (1926). Geographie der Moose. — Romagnesí H. (1948). Les problemes et le metodes de la systematique les champignons superieurs. Bull. Soc. Mycol. Fr., 64.

В. П. Васильков.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 II 1975.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (47+57)006.3 (7/8).0001.2

ВСЕСОЮЗНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ, ПОСВЯЩЕННАЯ 200-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА Г. И. ЛАНГСДОРФА «ПРОБЛЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ АМЕРИКИ В XIX—XX вв.» (Ленинград, 22—24 октября 1974)

A. M. CHERNIKOV, T. I. LYSENKO, A. E. BOBROV.
THE ALL-UNION SCIENTIFIC CONFERENCE DEDICATED TO THE 200 ANNIVERSARY OF BIRTH OF ACADEMICIAN G. I. LANGSDORF «PROBLEMS OF EXPLORATION OF AMERICA IN XIX—XX CENTURIES» (LENINGRAD, OCTOBER 22—24, 1974)

В апреле 1974 г. исполнилось 200 лет со дня рождения выдающегося русского ученого — естествоиспытателя и путешественника Григория Ивановича Лангсдорфа (1774—1852).

Секция наук о Земле Президиума АН СССР приняла решение широко отметить юбилей ученого. Соответственно этому в октябре 1974 г. в Ленинграде Географическим обществом СССР была проведена научная конференция, в которой учатствовали многие институты Академии наук СССР: Ботанический институт, Зоологический институт, Институт географии, Институт Латинской Америки, Институт всеобщей истории, Институт этнографии, Институт языкознания, Институт истории естествознания и техники, а также Архив АН СССР, Библиотека АН СССР, Ленинградский университет и некоторые другие учреждения. В конференции приняли участие ученые из ГДР. ФРГ, Польши, США, Бразилии и Канады.

К открытию конференции были огранизованы выставки в Ленинграде — в Институте этнографии и в Географическом обществе по материалам Архива Академии наук СССР и Библиотеки Академии наук СССР. На выставке в музее Географического общества СССР (кураторы выставки З. В. Александрова и Т. И. Лысенко) были впервые представлены уникальные архивные материалы Г. И. Лангсдорфа, прижизненные издания его трудов, а также труды советских и зарубежных ученых, посвященные жизни и деятельности выдающегося исследователя и путешественника. Выставленные экспонаты произвели большое впечатление на всех участников конференции и посетителей выставки.

На конференции было заслушано около 60 докладов (в том числе более 10 докладов, сделанных зарубежными учеными), посвященных широкому кругу проблем изучения стран Америки в XIX—XX вв.

В заслушанных докладах был показан крупный вклад акад. Лангсдорфа в развитие географии, ботаники, зоологии, этнографии и других отраслей знания. Лангсдорф был участником первого русского кругосветного плавания, путешествовал по Русской Америке (Аляска, Алеутские острова), Калифорнии, Камчатке, Сибири, был руководителем первой русской экспедиции в Южную Америку в 1821—1829 гг.[1] Он написал ряд важных научных трудов и оставил ценнейший документальный материал, мало использованный до настоящего времени.

Особенно велик вклад Г. И. Лангсдорфа в исследование Бразилии. Став во главе русской научной экспедиции, он предпринял комплексное исследование Бразильского нагорья, впервые пересек его с научной целью по рекам системы верхней Параны, верхнего Парагвая и Тапажоса, собрал обширные естественноисторические и этнографические коллекции, записал языки многих индейских племен, собрал коллекцию уникальных документов по истории Бразилии, оставил дневники, являющиеся настоящей энциклопедией богатейших сведений о Бразилии первой трети XIX века. Лангсдорф, как отмечалось на конференции, может по праву считаться основателем русской научной американистики.

Конференцию открыл вступительным словом акад. М. П. Алексеев, который охарактеризовал богатейший вклад Лангсдорфа в отечественную и мировую науку. Были оглашены приветствия в адрес конференции от вице-президента АН СССР акад.

---

[1] А. М. Черников и О. А. Пидотти. Первая русская экспедиция в Бразилию. — Бот. журн., т, 59, в. 8, 1974.

А. П. Виноградова, президента Географического общества СССР акад. С. В. Калесника.

За исключением двух пленарных заседаний работа конференции проходила в четырех секциях: истории географических знаний, биологических наук, этнографии и источниковедения, языкознания.

На первом пленарном заседании с основным докладом «Изучение научного наследия академика Г. И. Лангсдорфа» выступил доцент Ленинградского университета **Б. Н. Комиссаров**. Докладчик рассказал об истории изучения научного наследия Лангсдорфа, начиная с 30-х годов XIX века до настоящего времени. Была подчеркнута необходимость подробного описания всего архивного наследия путешественника, а также издания собрания его сочинений.

Профессор Висконсинского университета (Милуоки, США) **Р. Бартли** прочитал доклад «Академик Г. И. Лангсдорф и отношения России с Бразильской империей (1822—1828)». Тема доклада **Р. Пирса** (Кингстон, Канада) — «Материалы Г. И. Лангсдорфа как источник по истории Аляски и Калифорнии».

На втором (заключительном) пленарном заседании **Л. А. Шур** (Москва) в докладе «Исследования русских ученых и путешественников в странах Америки в XIX в.» осветил основные этапы истории русских путешествий в Америку; он подчеркнул необходимость возможно полного издания их материалов в настоящее время.

Профессор **Г. Бехер** (Ганновер, ФРГ) в докладе «Из истории первой русской экспедиции в Бразилию под руководством Г. И. Лангсдорфа» поставил вопрос об организации международной экспедиции в Бразилию по маршруту экспедиции Лангсдорфа с целью сопоставления их результатов, что имело бы для науки огромное значение. Предложение вызвало интерес и живейший обмен мнениями.

Профессор **К. Вебб** (Нью-Йорк, США) в докладе «Академик Г. И. Лангсдорф и развитие географической науки в Бразилии» рассказал о географических исследованиях в этой стране в XIX—XX вв., о развитии в ней географической науки и постановке географического образования.

С докладом «Г. И. Лангсдорф и исследования российских ботаников на Американском континенте в XIX в. (по материалам Гербария БИНа)» выступил **А. Е. Бобров** (Ботанический институт АН СССР). Он отметил, что первыми южноамериканскими коллекциями Гербария БИНа являются сборы Лангсдорфа на бразильском острове Санта-Катарина в 1803—1804 гг., которые он сделал во время путешествия на корабле «Надежда» (первая русская кругосветная экспедиция под начальством И. Ф. Крузенштерна). Во время экспедиции в Бразилию в 1821—1829 гг. Лангсдорф и его спутники собрали одну из самых крупных в мире коллекцию тропической флоры. После того как Лангсдорф заболел, эта коллекция продолжала пополняться его спутниками Л. Риделем и Б. Лушнатом, а также П. В. Лундом и Я. Стевартом. Хранящаяся в Гербарии БИНа, она составляет около 100 000 листов и включает примерно 12 000 видов. Для оценки значения сборов Лангсдорфа—Риделя отметим, что примерно каждый третий вид флоры Бразилии был представлен в этой уникальной коллекции. Большинство образцов подписано Риделем. Частично сборы Лангсдорфа—Риделя подверглись обработке в середине прошлого века (Ф. Кернике, Г. П. Бонгард, авторы обработок для «Флоры Бразилии» К. Мартиуса). В 20-х годах XX века материалы Лангсдорфа—Риделя обрабатывали Б. А. Федченко, Н. Ф. Гончаров, И. М. Крашенинников, Н. А. Базилевская, А. И. Толмачев. Однако обработка огромной коллекции Лангсдорфа—Риделя и в наше время еще далека от завершения: обработано не более 20% сборов.

Большой интерес представляют коллекции А. Шамиссо и И. Эшшольца, принимавших участие в кругосветном путешествии на бриге «Рюрик», которым командовал О. Е. Коцебу (1815—1818). Гербарий Шамиссо насчитывает 16 000 видов и свыше 60 000 гербарных листов, гербарий Эшшольца — около 15 000 листов, представляющих 1300 видов растений в основном бассейна Тихого океана. Значительный интерес представляет большой сборный гербарий отца и сына Мертенсов, содержащий 35 000 видов и насчитывающий 105 000 листов, частично собранный во время кругосветного плавания Ф. П. Литке (1826—1829) на шлюпе «Сенявин».

Значительный вклад в изучение флоры тихоокеанского побережья Северной Америки внесли лица, связанные с Российско-Американской Компанией, — К. Т. Хлебников, Г. Кастальский, И. Г. Вознесенский и некоторые другие. Их сборы частично подвергались обработкам зарубежными и отечественными ботаниками. До сих пор не обработаны хранящиеся в Гербарии сборы В. Ф. Карвинского, привезенные им из экспедиции на Кубу и в Мексику (1840—1843). Эта коллекция насчитывает почти 9000 листов.

В 20—30-х гг. XX в. Г. Г. Боссе, Ю. Н. Воронов и С. В. Юзепчук привезли более 10 000 гербарных листов из Центральной и Южной Америки, хранящихся ныне в Гербарии БИНа. Сюда же поступили гербарные материалы (более 3000 листов) Л. Ф. Правдина, Л. Е. Родина, Б. К. Шишкина и С. В. Юзепчука, собранные во время их поездки в Бразилию (1947) в составе экспедиции АН СССР по наблюдению солнечного затмения. Все эти сборы лишь частично обработаны советскими и американскими ботаниками.

Интересные материалы упомянутых исследователей тогда же пополнили коллекции древесин и других экспонатов Музея БИНа, а публикации Родина внесли новое в изучение тропических лесов и саванн Бразилии. Недавняя поездка О. В. Заленского в Чили (1968) также пополнила Гербарий БИНа сборами растений пустынь, лесов и высокогорий этой страны. Уже более пяти лет сотрудниками БИНа успешно проводятся ботанические исследования на Кубе согласно договору между академиями наук СССР и Республики Куба.

На пленарное заседание был представлен (и затем опубликован в материалах конференции) доклад **Л. Е. Родина** «Исследование прибрежных пустынь Южной Америки». Докладчик не мог участвовать в работе конференции, но принял активное участие в работе ее Оргкомитета и был утвержден председателем секции биологических наук.

Как упомянуто выше, на конференции работали четыре секции. В работе **секции истории географических знаний** приняло участие наибольшее число специалистов. На трех заседаниях секции было заслушано 12 докладов. 3 доклада касались различных проблем истории Русской Америки. Профессор **Д. Гибсон** (Даунсвью, Канада) в докладе «Проблемы исторической географии Русской Америки» отметил необходимость тщательного выявления и издания документов по этому вопросу. Ряд докладов был посвящен истории открытий и исследований в Северной и Южной Америке. Большой интерес привлекли доклады **Н. Н. Болховитинова** (Москва) «Русские дипломаты (П. П. Свиньин, П. И. Полетика, Ю. А. Валенштейн) как исследователи Америки в первой половине XIX века», **Н. В. Луза** (Сан-Паулу, Бразилия) «Американские исследования в Амазонии в середине XIX века», **В. И. Барабанова** (Ленинград) «Экспедиция В.-Ф. Карвинского в Мексику (1840—1843)», показавшего роль Петербургского ботанического сада, Ботанического музея Петербургской Академии наук и ряда других русских научных учреждений в организации и проведении этого путешествия, **Р. Грэма** (Остин, США), который выступил с докладом «„Традиционная" Бразилия и европейские научные экспедиции первой трети XIX века».

На двух заседаниях **секции биологических наук** было заслушано 7 докладов, четыре из них были сделаны сотрудниками Ботанического института АН СССР по материалам исследований на Кубе. Сообщения **М. А. Бондарцевой** и **Н. Н. Имханицкой** были посвящены систематике и биологии отдельных групп низших и высших растений. Так, доклад Бондарцевой был озаглавлен «Трутовые грибы Кубы», а иллюстрированное картами и фотографиями типовых образцов сообщение Имханицкой называлось «Критический обзор магнолиевых и лавровых Кубы». Соединенные в одно сообщение два доклада **И. А. Грудзинской** «Кубинские кустарниковые формации на серпентинитах» и «О понятии „саванна" в неотрописе» (последний доклад — совместно с патриархом кубинской ботаники, недавно скончавшимся Хулианом Акунья) вызвали оживленное обсуждение.

Из доклада **С. В. Зонна** «Почвы Южной Америки по исследованиям советских географов» стало ясно, что с установленным географами Советского Союза для серпентинитов типом почв связана описанная Грудзинской ксерофильная кустарниковая формация на Кубе.

При обсуждении обзорного доклада **Т. Н. Ивлевой** «Латинская Америка в работах Н. И. Вавилова о происхождении культурных растений и селекции» было высказано пожелание об участии сотрудников Всесоюзного института растениеводства в подобных конференциях. Следует отметить краткий, но содержательный доклад **А. В. Неелова** «Ихтиологические коллекции академика Г. И. Лангсдорфа». Он указал, что в музее Зоологического института АН СССР хранятся лишь фрагменты коллекций бразильской экспедиции Лангсдорфа. Они плохо этикетированы и насчитывают лишь несколько десятков экспонатов. По сообщению Неелова, орнитологические коллекции экспедиции также невелики. Для сравнения отметим, что в музее БИНа находится около 300 образцов семян и древесины, собранных этой же экспедицией.

Доклады **Р. Л. Потапова** и **Т. А. Лукиной** не были заслушаны на заседании секции биологических наук, но опубликованы в материалах конференции.

В **секции этнографии и источниковедения** на трех заседаниях было заслушано 16 докладов по весьма широкой и разнообразной тематике. Большой интерес вызвал новизной сообщенного доклад **А. Р. Пентеаду** (Сан-Паулу, Бразилия) «Неизвестные материалы академика Г. И. Лангсдорфа в архивах и музеях Бразилии». Результатам изучения документального наследия Лангсдорфа был посвящен доклад **Т. И. Лысенко** (Ленинградское отделение Архива АН СССР) «Материалы о жизни и деятельности академика Г. И. Лангсдорфа в советских и зарубежных архивах». В нем впервые даны конкретные сводные данные о документальных первоисточниках, относящихся к Лангсдорфу. Доклад **М. Ш. Файнштейна** (Ленинград) был посвящен обзору новых материалов Г. Г. Манизера по русской экспедиции в Южную Америку (1914—1915), поступивших в 1973 г. в Ленинградское отделение Архива АН СССР. Справедливо отмечено значение этих материалов для изучения истории исследования Южной Америки, а также русско-латиноамериканских научных связей.

В **секции языкознания** на двух заседаниях было заслушано 7 докладов, с которыми выступили советские исследователи из Москвы и Ленинграда.

На заключительном заседании конференции председательствовал вице-президент Географического общества СССР **А. Ф. Трешников**, который подвел итоги работы конференции, отметил ее плодотворные результаты и выразил благодарность зарубежным и советским ученым, участникам конференции.

Зарубежные гости горячо поблагодарили советских ученых за предоставленную им возможность принять участие в интересной конференции, выразили благодарность Оргкомитету и его секретарю Б. Н. Комиссарову за отличную организацию работы, отметили атмосферу дружбы, сотрудничества и взаимопонимания, царивших на конференции. Пленарные заседания и заседания секций проходили очень оживленно, затронутые на них вопросы обсуждались и после окончания заседаний. Характерно, что большинство докладов (и выступлений) зарубежных участников конференции было сделано на русском языке. Это лишний раз свидетельствует, что русский язык стал одним из языков, служащих для международного общения.

Конференция единодушно приняла резолюцию, рекомендующую ряд мероприятий, направленных на увековечение памяти академика Г. И. Лангсдорфа. Было признано желательным опубликовать на страницах академических журналов подробную информацию о работе конференции, а также издать сборник статей с ее материалами.

К открытию конференции были выпущены «Тезисы докладов»,[2] представленных для заслушания на конференции.

По завершении работы конференции членам ее Оргкомитета была выражена благодарность президента Географического общества С. В. Калесника за активное содействие организации и проведению конференции.

А. М. Черников, Т. И. Лысенко, А. Е. Бобров.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и
Ленинградское отделение
Архива АН СССР.

Получено 17 III 1975.

---

[2] Конференция, посвященная 200-летию со дня рождения академика Г. И. Лангсдорфа (Проблемы исследования Америки в XIX—XX вв.). Тезисы докладов. Академия наук СССР. Географическое общество. Л., 1974, 106 с.

Vol. LXI *№ 1*

January, 1976

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

Yu. V. Gamaley, G. V. Kulikov. The structure of chloroplasts in representatives of the family *Oleaceae* 3

M. S. Yakovlev, G. K. Alimova. Embryogenesis in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*Cruciferae*) 12

I. A. Grudzinskaya, V. V. Chernik. Perigynous tube („hypanthium") and articulate pedicel in *Ulmus* 25

V. I. Grubov. East-Asiatic derivatives in the flora of Central Asia 32

G. M. Zozulin. Historical analysis of forest vegetation of the steppe part of the river Don basin (Rostov and Volgograd districts) 39

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 48

V. I. Vasilevich, N. A. Ustyukhina. An attempt of using the negative values of coverages of species for evaluation of communities' similitude. (48). — **G. D. Dymina.** Method of determining economic productivity of grass stand in meadow communities according to the economic groups. (53).

REPORTS 61

R. A. Udalova. Morphogenesis of seedlings of epiphytic cacti of the genera *Rhipsalis*, *Lepismium* and *Epiphyllopsis* (family *Cactaceae*). (61). — **M. K. Manankov.** On the role of gibberelins in morphogenesis of tendrils of grapevine *Vitis vinifera* L. (69). — **Yu. I. Manko, V. P. Voroshilov.** The morphology of *Picea ajanensis* under severe wind conditions. (78). — **E. V. Shlyakova.** Segetal flora of Gorki district. (84). — **T. S. Rostovzeva.** Chromosome numbers of some species from the family *Apiaceae* in South Siberia. (93). — **N. A. Vlasova.** Endopolyploidy of hairs of cotton. (99). — **V. M. Sveshnikova, N. I. Bobrovskaya, Sh. Tsend.** Hydroregime of plants in Southern part of Mongolia. (10[illegible]). — **A. O. Tarasov, E. I. Vorobyova.** On the interspecific concomitation of species in mozaic community of Festuca valesiaca+Carex supina. (111). — **P. L. Lvov.** On some remarkable phytocoenoses of Daghestan. (114).

CONSERVATION OF NATURE 121

D. L. Vrishch. Beautifully flowering herbaceous plants of Primorie region and their protection. (121).

REVIEWS 131

P. L. Gorchakovsky. *A. I. Tolmatchev.* Introduction into the geography of plants (lections delivered to students of the Leningrad university during 1958—1971). 1974. (131). — **B. M. Mirkin, E. P. Matveyeva.** *T. A. Rabotnov.* Grassland science. 1974. (133). — **B. P. Vassilkov.** *L. N. Vasilyeva.* Agarical pileate mushrooms (*Agaricales*) of the Primorie region. 1973. (137).

CHRONICLE 140

A. M. Chernikov, T. I. Lysenko, A. E. Bobrov. The All-Union scientific conference dedicated to the 200 anniversary of birth of academician G. I. Langsdorf «Problems of exploration of America in XIX—XX centuries» (Leningrad, October 22—24, 1974). (140).

К ст. Ю. В. Гамалея, Г. В. Куликова, стр. 6

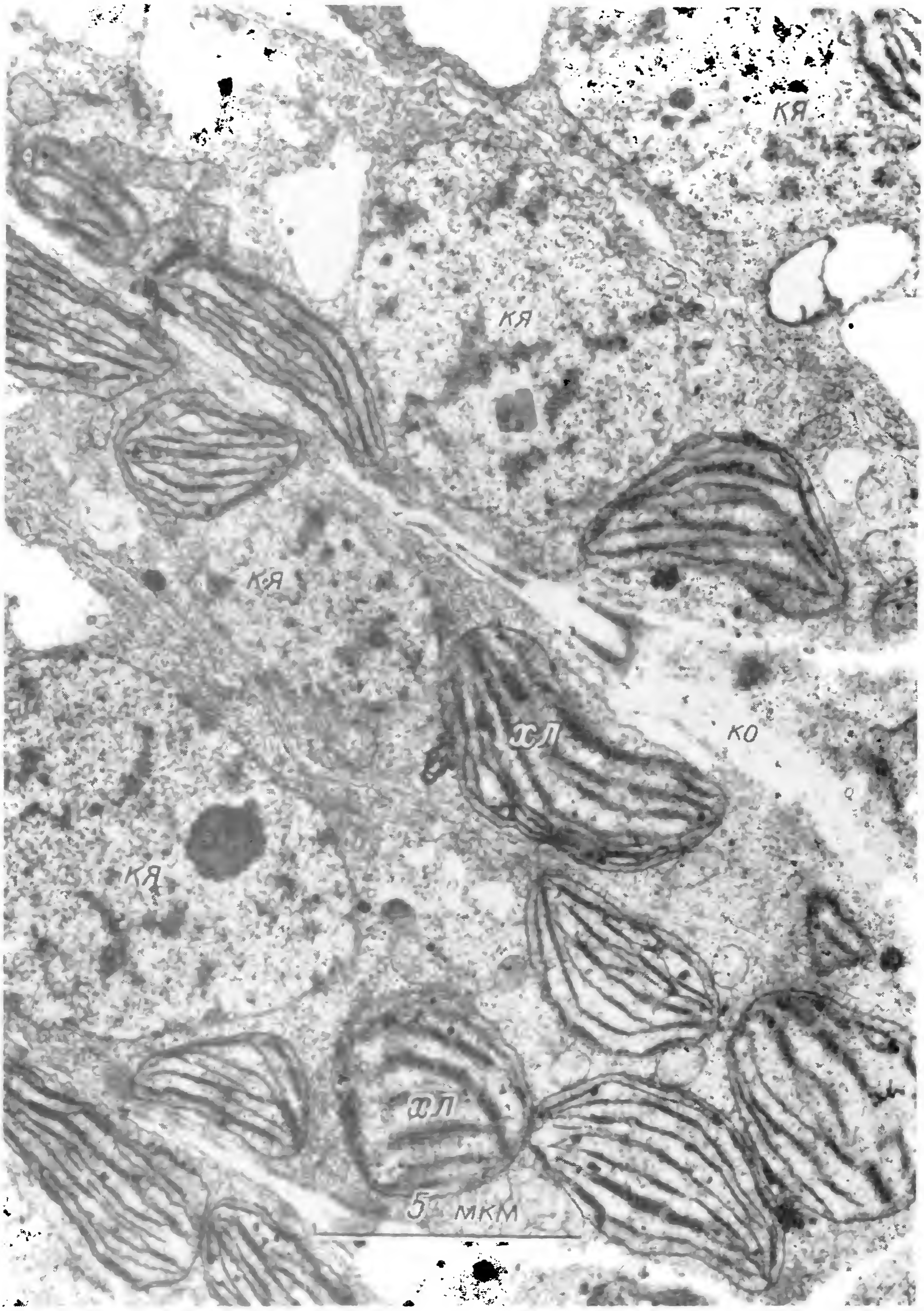


Рис. 1. Палисадные клетки листа *Fraxinus ornus* L. на стадии деления.

Тилакоидная система хлоропластов представлена преимущественно тилакоидами стромы, граны имеют минимальное число тилакоидов.

Обозначения к рисункам 1—4: *гр* — грана, *кз* — крахмальное зерно, *ко* — клеточная оболочка, *ыя* — клеточное ядро, *ох* — оболочка хлоропласта, *пг* — пластоглобула, *пр* — пластидный ретикулюм, *ст* — строма, *хл* — хлоропласт.

К ст. Ю. В. Гамалея, Г. В. Куликова, стр. 6

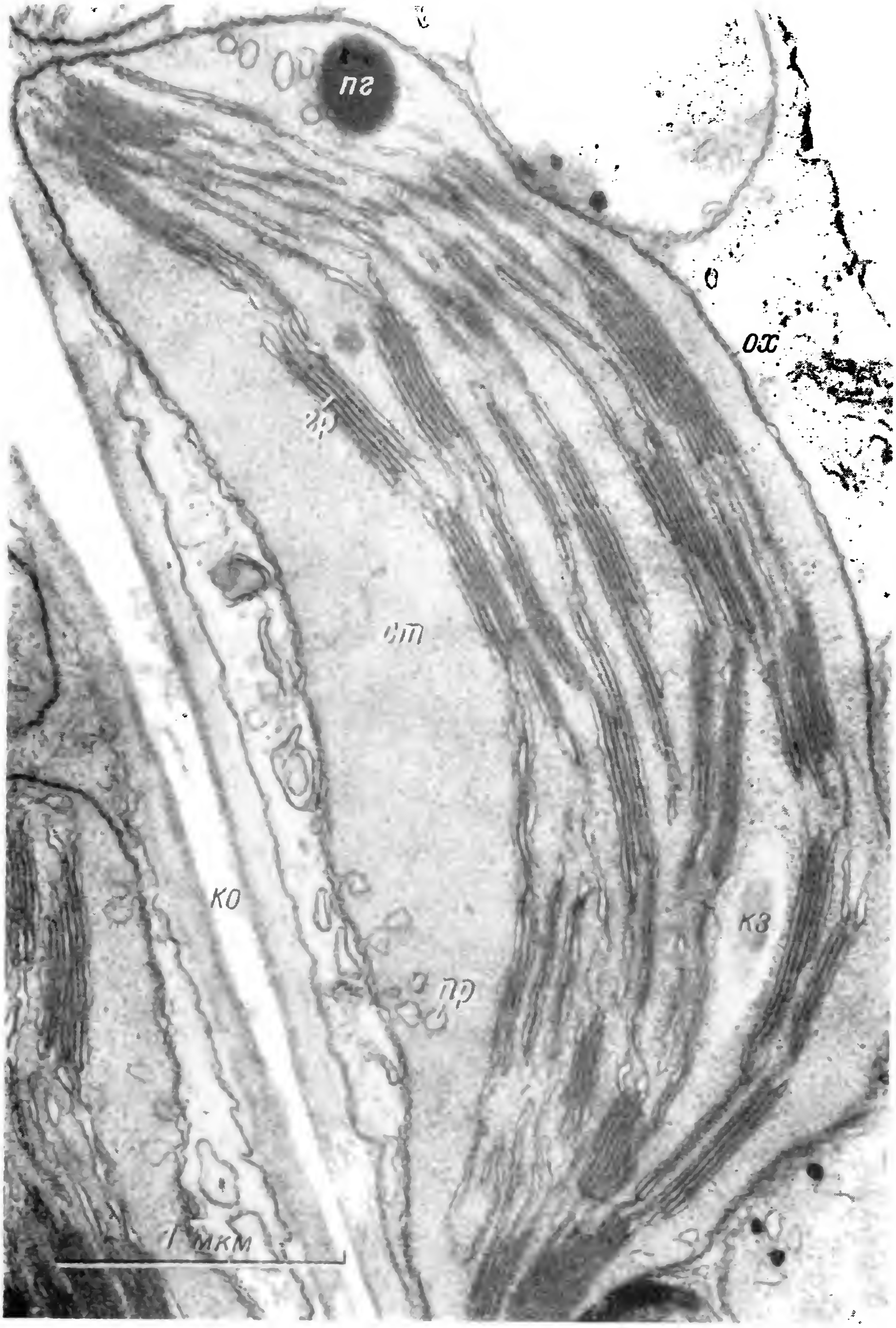


Рис. 2. Хлоропласт зрелой палисадной клетки листа *Fraxinus ornus* L.
Тилакоидная система состоит из множества мелких гран. Обозначения те же, что на рис. 1.

К стр. 6

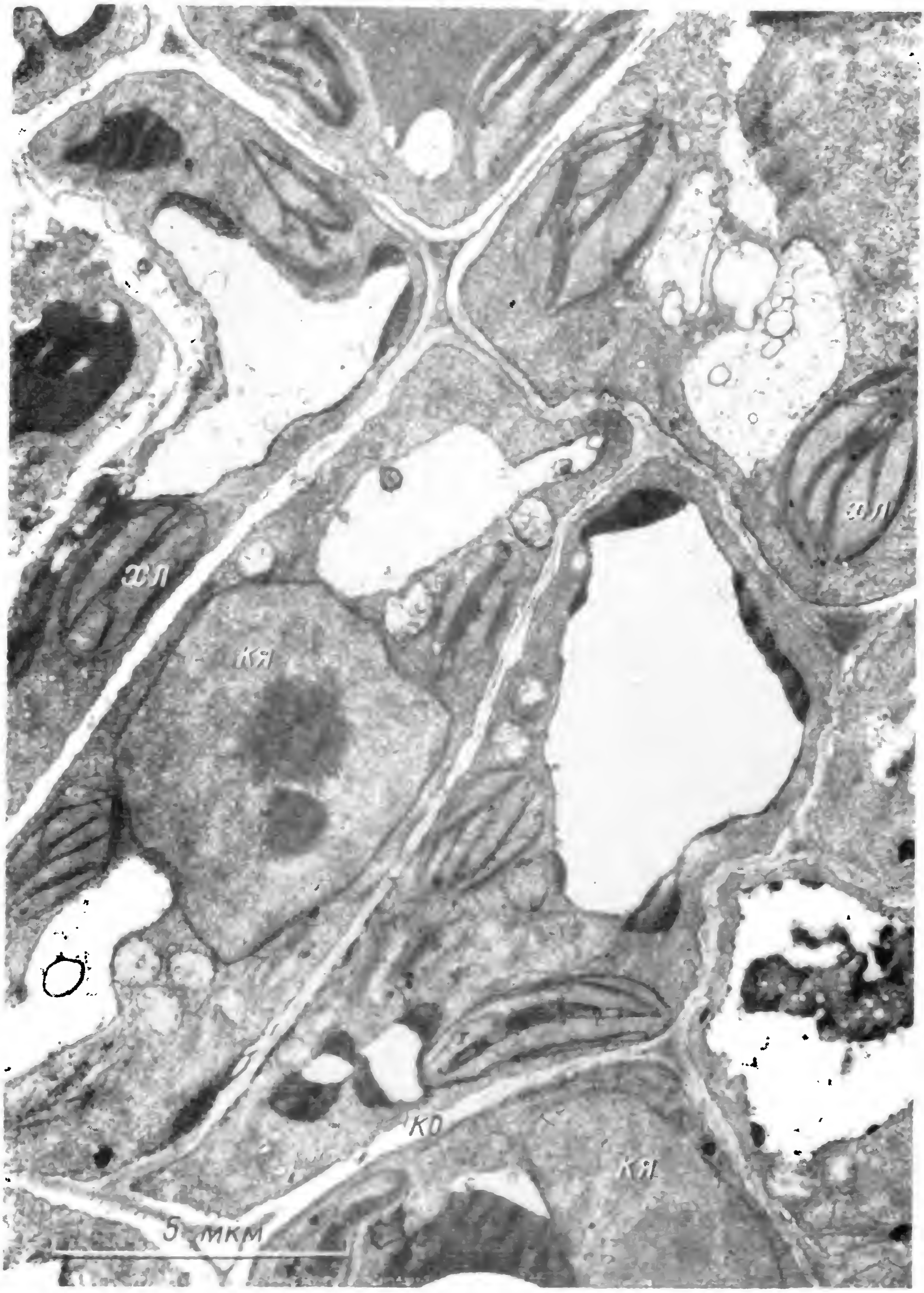


Рис. 3. Палисадные клетки листа *Phillyrea media* L. на стадии деления.

Тилакоидная система хлоропластов представлена несколькими крупными гранами. Обозначения те же, что на рис. 1.

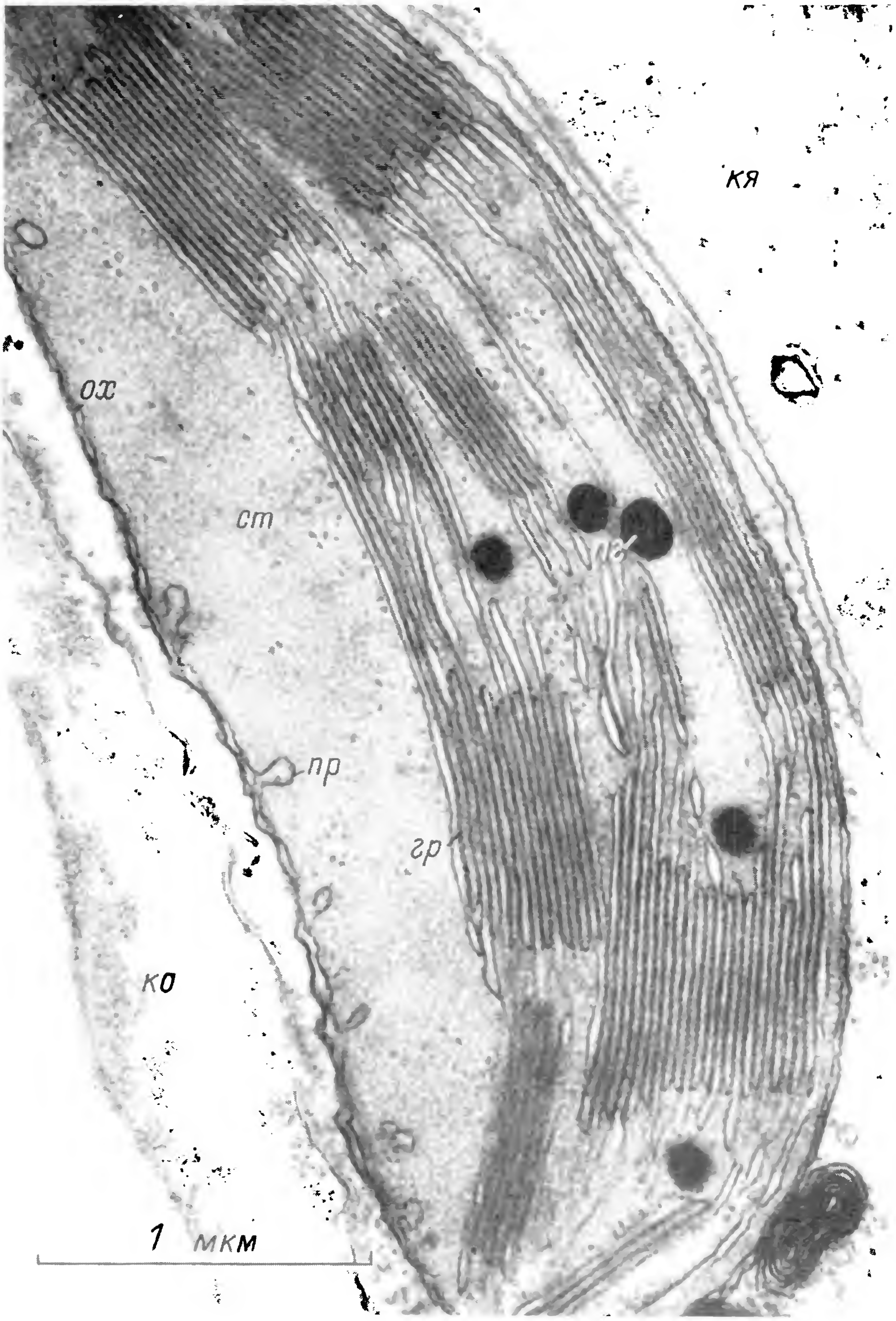


Рис. 4. Хлоропласт зрелой палисадной клетки листа *Phillyrea media* L.
Тилакоидная система состоит из небольшого числа крупных гран. Обозначения те же, что на рис. 1.

К ст. М. С. Яковлева, Г. К. Алимовой, стр. 16

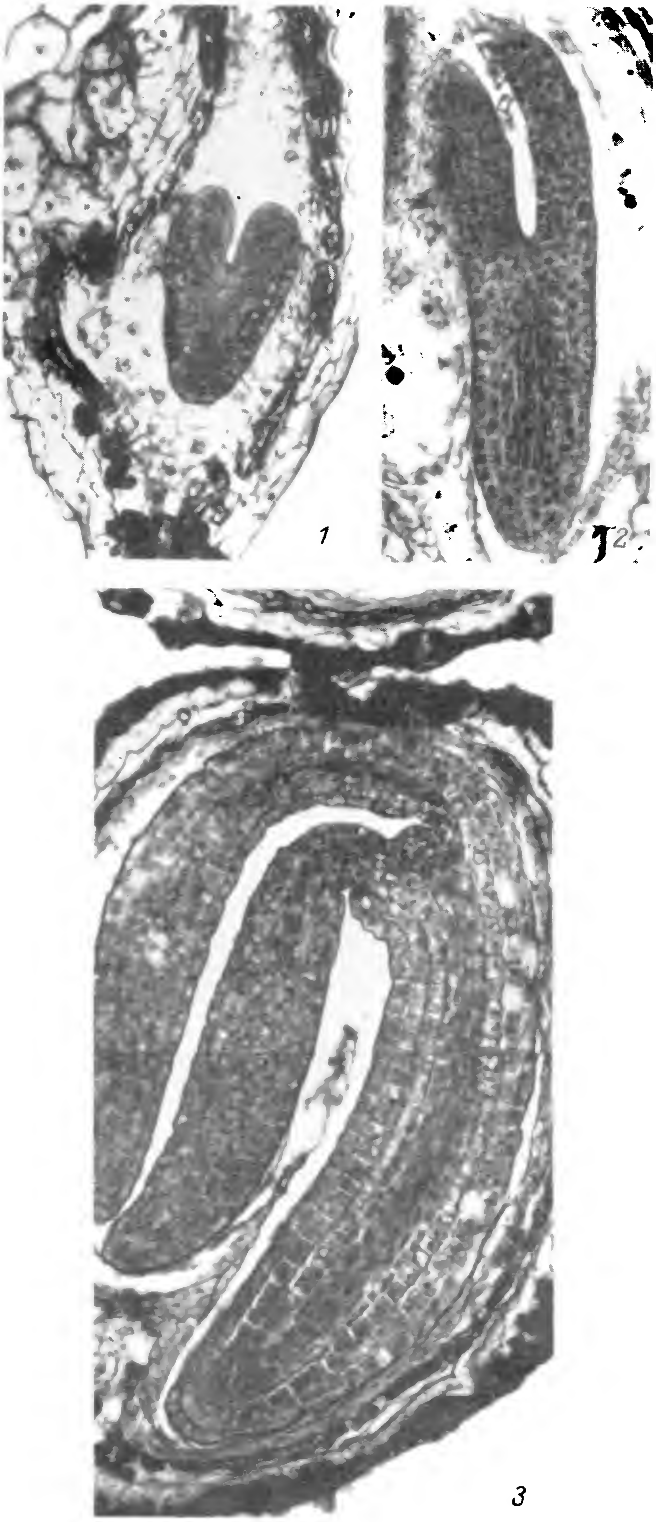
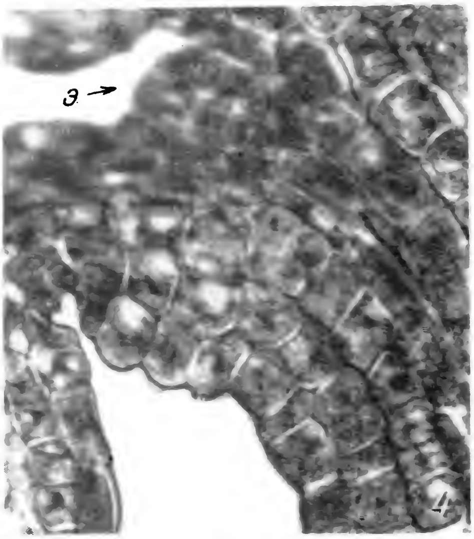


Таблица IV

Поздние этапы развития зародыша у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

1—3 — последовательные этапы развития зародыша; *4* — эпикотиль (*э*); *5* — зародышевый корешок (*зк*).

К стр. 16



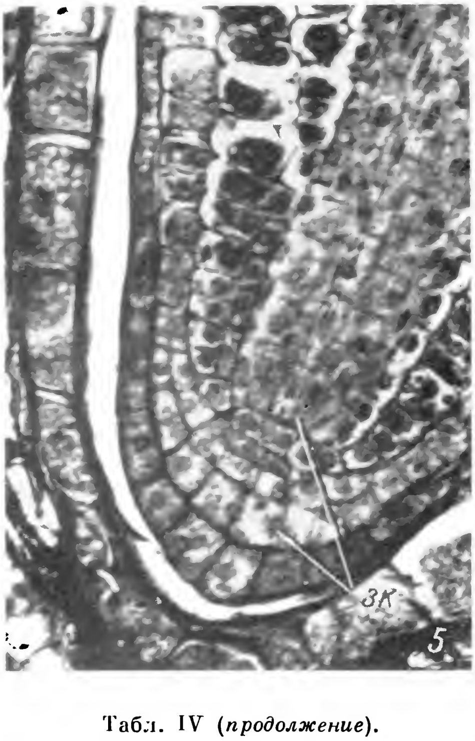


Табл. IV (*продолжение*).

К ст. И. А. Грудзинской, В. В. Черника, стр. 26

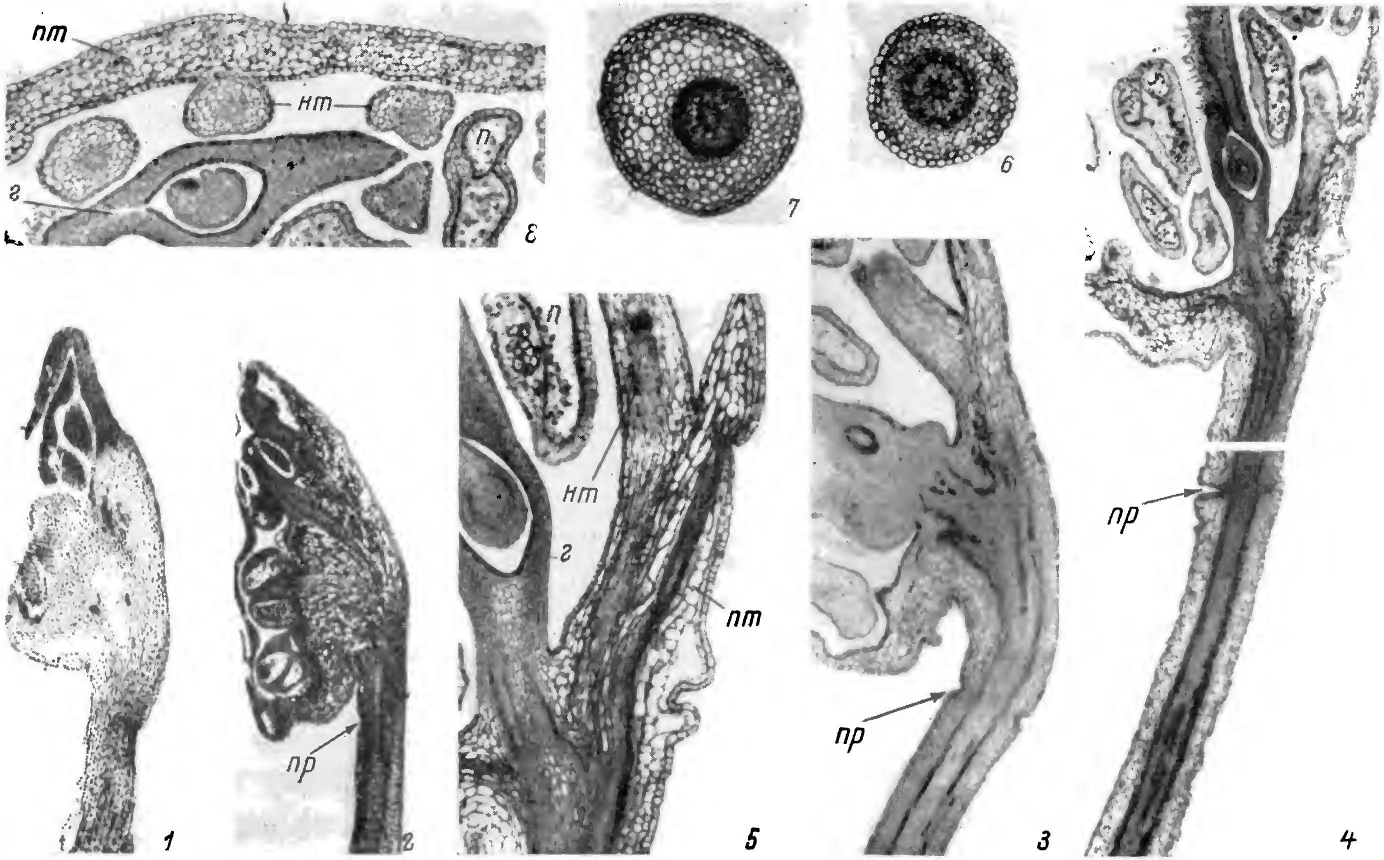


Рис. 2. Строение цветка *Ulmus laevis* Pall.

1—3 — продольные срезы цветков на различных стадиях развития генеративной почки; *4*, *5* — продольные и *6—8* — поперечные срезы сформированных цветков (*5* и *8* — срезы перигинной трубки, *6* — нижней и *7* — верхней частей цветоножки); *1* — ×90; *2*, *3*, *5*, *8* — ×50; *4* — ×25; *6*, *7* — ×75.

г — гинецей, *нт* — нити тычинок, *п* — пыльник, *пр* — перетяжка, *пт* — перигинная трубка.

К стр. 26

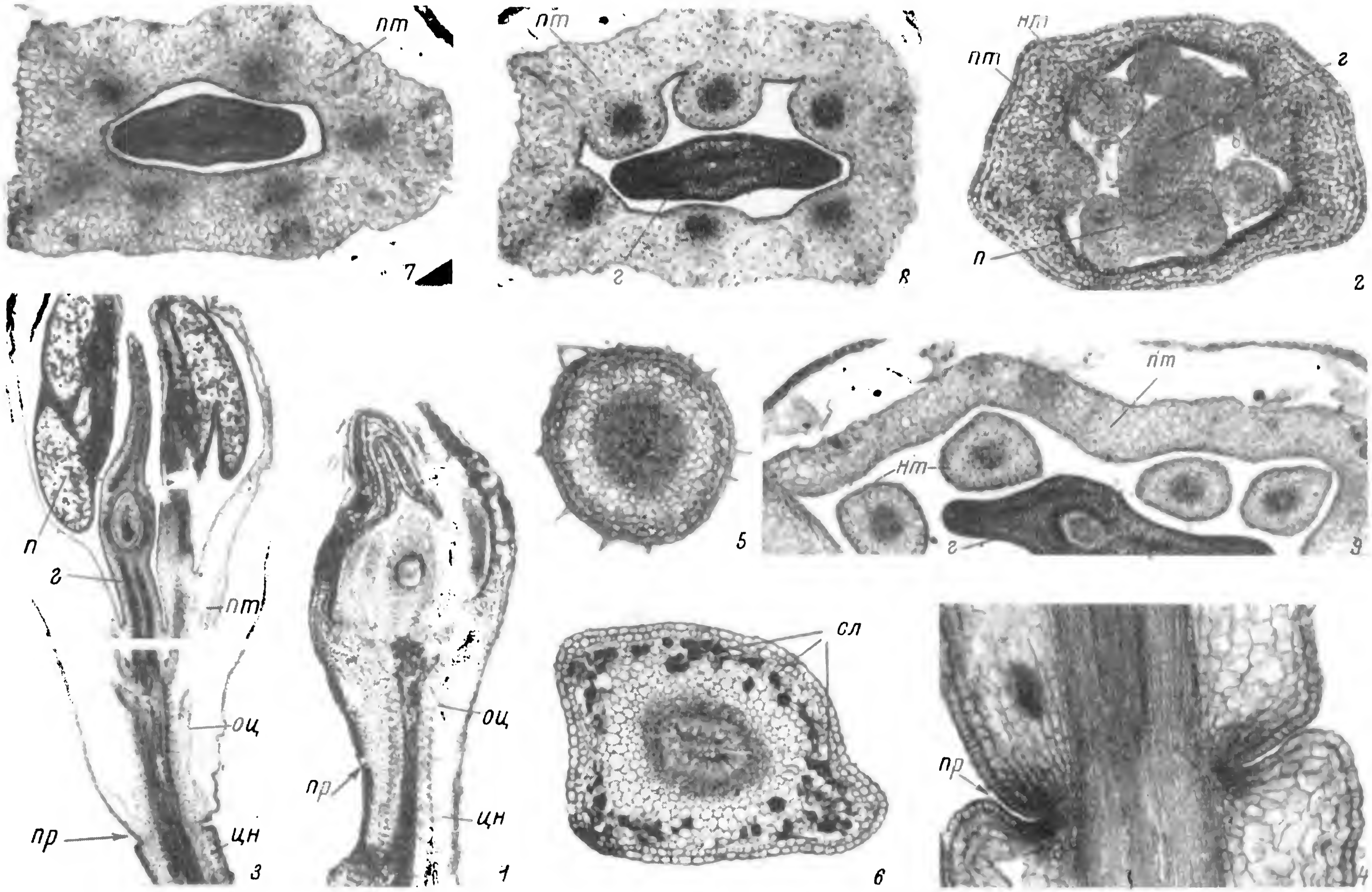


Рис. 3. Строение цветка *Ulmus glabra* Huds.

1 — продольный и *2* — поперечный срезы цветков на различных стадиях развития генеративной почки; *3*, *4* — продольные и *5—9* — поперечные срезы сформированных цветков (срезы частей цветоножки: *5* — нижней, *6* — верхней; *7—9* — срезы перигинной трубки — снизу вверх). *1* — ×50; *2* — ×190; *3* — ×25; *4* — ×85; *5*, *6* — ×75; *7—9* — ×50.

г — **гинецей,** *нт* **— нити тычинок,** *оц* — основание цветка («верхняя» часть цветоножки), *п* — пыльник, *пр* — перстяжка, *пт* — перигинная трубка, *сл* — паренхимные клетки, содержащие слизи; *цн* — цветоножка (ее «нижняя часть»).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Ю. В. Гамалей, Г. В. Куликов. Структура хлоропластов у представителей семейства *Oleaceae* 3
М. С. Яковлев, Г. К. Алимова. Эмбриогенез у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*Cruciferae*) 12
И. А. Грудзинская, В. В. Черник. Перигинная трубка («гипантий») и сочлененная цветоножка у *Ulmus* 25
В. И. Грубов. Восточноазиатские дериваты во флоре Центральной Азии . . . 32
Г. М. Зозулин. Исторический анализ лесной растительности степной части бассейна р. Дона (Ростовская и Волгоградская области) 39

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 48

В. И. Василевич, Н. А. Устюхина. Опыт использования отрицательных значений покрытий видов для оценки сходства сообществ. (48). — **Г. Д. Дымина.** Методика определения хозяйственной продуктивности травостоя в луговых сообществах по хозяйственным группам. (53).

СООБЩЕНИЯ 61

Р. А. Удалова. Морфогенез проростков эпифитных кактусов родов *Rhipsalis*, *Lepismium* и *Epiphyllopsis* (сем. *Cactaceae*). (61). — **М. К. Мананков.** О роли гиббереллинов в морфогенезе усов винограда *Vitis vinifera* L. (69). — **Ю. И. Манько, В. П. Ворошилов.** Морфология *Picea ajanensis* в суровых ветровых условиях. (78). — **Е. В. Шлякова.** Сегетальная флора Горьковской области. (84). — **Т. С. Ростовцева.** Числа хромосом ряда видов сем. *Apiaceae* на юге Сибири. (93). — **Н. А. Власова.** Эндополиплоидия волоконец хлопчатника. (99). — **В. М. Свешникова, Н. И. Бобровская, Ш. Цэнд.** Водный режим растений в южной части Монгольской Народной республики. (106). — **А. О. Тарасов, Е. И. Воробьева.** О межвидовой сопряженности видов в сизотипчаково-осочковом (Festuca valesiaca+Carex supina) мозаичном фитоценозе. (111). — **П. Л. Львов.** О некоторых замечательных фитоценозах Дагестана. (114).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 121

Д. Л. Врищ. Красивоцветущие травянистые виды Приморского края и их охрана. (121).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 131

П. Л. Горчаковский. *А. И. Толмачев.* Введение в географию растений (лекции, читанные студентам Ленинградского университета в 1958—1971 гг.). 1974. (131). — **Б. М. Миркин, Е. П. Матвеева.** *Т. А. Работнов.* Луговедение. 1974. (133). — **Б. П. Васильков.** *Л. Н. Васильева.* Агариковые шляпочные грибы (пор. *Agaricales*) Приморского края. 1973. (137).

ХРОНИКА 140

А. М. Черников, Т. И. Лысенко, А. Е. Бобров. Всесоюзная научная конференция, посвященная 200-летию со дня рождения академика Г. И. Лангсдорфа «Проблемы исследования Америки в XIX—XX вв.» (Ленинград, 22—24 октября 1974). (140).

Адрес редакции «Ботанического журнала»:

199164, Ленинград, В 164, Менделеевская лин., д. 1 Телефон 18-36 12

Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Ф. Я. Петрова* и *З. В. Гришина*

Сдано в набор 6/X 1975 г. Подписано к печати 22/XII 1975 г. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$.
Печ. л. 9 + 4 вкл. ($^1/_2$ печ. л.) =13.30 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.33. Тип. зак. 674.
М-56271. Тираж 2799.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056

196 70056
ГРОМОВА 12 КВ 41
ИВЕЛЕВУ
25 1062

ОБЪЯВЛЕНИЕ

Отделение общей биологии Академии наук СССР объявляет конкурс на соискание в 1976 году следующих премий имени выдающихся ученых:

1. Премия имени Н. И. Вавилова — в размере 2000 рублей — за выдающиеся исследования в области генетики, селекции и растениеводства.

Срок представления работ до 26 августа 1976 года.

В конкурсе на соискание премии могут участвовать отдельные лица персонально. При представлении коллективных работ указываются лишь ведущие авторы, но не более трех человек.

Право выдвижения кандидатов на соискание премии предоставляется академикам и членам-корреспондентам Академии наук СССР и академий наук союзных республик, научным учреждениям, высшим учебным заведениям, научным обществам, научным советам Академии наук СССР и других ведомств по важнейшим проблемам науки.

При выдвижении кандидатов на соискание премии необходимо представить в Отделение общей биологии АН СССР (Москва, В—71, Ленинский проспект, 14) с надписью «На соискание премии имени . . . .»:

а) мотивированное представление, включающее научную характеристику работы, ее значение для развития науки и народного хозяйства;

б) опубликованную научную работу (серию работ), материалы научного открытия или изобретения в 3-х экземплярах;

в) сведения об авторе (перечень основных научных работ, открытий, изобретений, место работы и занимаемая должность, домашний адрес).

Работы, удостоенные Ленинской премии, Государственной премии, а также именных премий академий наук союзных республик и отраслевых академий, на соискание премий имени выдающихся ученых не принимаются.